This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

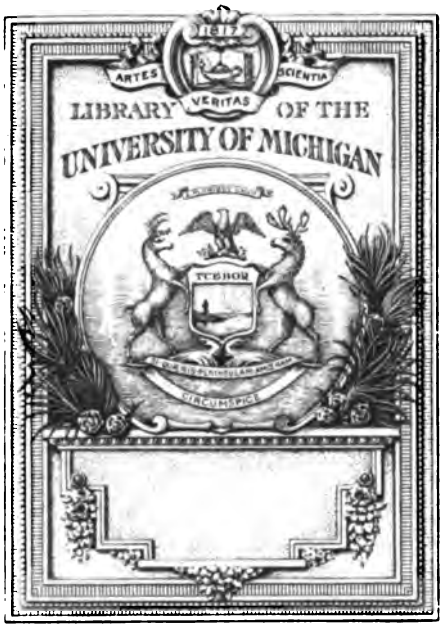
+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

a39015 00007824 9b

Digitized by Google



Digitized by Google

Science
QH
431
.B36

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

SCIENCE LIBRARY
QH
431
.B36

Prof. Dr. Erwin Baur

Einführung in die experimentelle Vererbungslehre

Digitized by Google

Digitized by Google

Einführung

in die

experimentelle Vererbungslehre

von

Prof. Dr. phil. et med. Erwin Baur

Mit 80 Textfiguren und 9 farbigen Tafeln

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1911

Digitized by Google

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten

Copyright, 1911, by Gebrüder Borntraeger in Berlin

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin

Digitized by Google

Vorwort

„Wer aber Vorlesungen hält, hat nicht nur das Recht, sondern auch die Pflicht, seine eigenste Auffassung des Gegenstandes in den Vordergrund zu stellen; die Hörer wollen und sollen wissen, wie sich das Gesamtbild der Wissenschaft im Kopf des Vortragenden gestaltet, es bleibt dabei Nebensache, ob Andere ebenso oder anders denken."

(Julius von Sachs in der Vorrede zu seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.)

Das Buch will sein, was der Name besagt, eine **Einführung** in die so erstaunlich rasch fortschreitende Vererbungslehre. Bei dem großen Interesse, das weitere Kreise in letzter Zeit auch bei uns in Deutschland dieser Frage zuwenden, scheint mir ein Buch zeitgemäß, das für jeden einigermaßen naturwissenschaftlich vorgebildeten Leser verständlich ist.

Es ist hervorgegangen aus Vorlesungen, die ich seit 1905 fast alljährlich an der Universität Berlin gehalten habe. Schon deswegen ist auch die äußere Form der „Vorlesungen" beibehalten worden. Dabei hat freilich auch der Gedanke mitgesprochen, der am klarsten wohl in den oben als „Motto" abgedruckten Worten von SACHS ausgedrückt ist.

Wer schon auf diesem Gebiete Bescheid weiß, wird sehen, daß ich in allen wesentlichen Fragen auf dem gleichen Standpunkte stehe wie JOHANNSEN. Gerade über Fragen der Vererbung und Artbildung ist sehr viel strittig, manches ist mehr oder weniger noch Ansichtssache. Meine eigene Meinung habe ich zwar dem Motto entsprechend überall unbedenklich „in den Vordergrund gestellt", aber ich habe mich bemüht, unentschiedene Streitfragen auch als solche zu kennzeichnen.

Die Bilder — mit denen die Verlagsbuchhandlung erfreulicherweise nicht gespart hat — sind zum größten Teile Originale. Teils sind es eigene Photographien, teils Zeichnungen und Aquarelle der

Digitized by Google

Herren EICHHORN-Pankow und besonders H. THALHEIM-Berlin. Die Vorlagen zu den Bildern stammen, wo nichts anderes vermerkt ist, aus eigenen Versuchen. Eine Reihe von andern Objekten aus Versuchen mit Hafer hat mir mein Freund H. NILSSON-EHLE (Svalöf) geschenkt, mit dem ich über manche in Vorlesung VII und XI behandelte Fragen sehr viel diskutiert habe. Nach Pflanzen von NILSSON-EHLE sind die Fig. 21—26 angefertigt. Die Objekte zu den Xenienbildern (Fig. 27 und 79) verdanke ich Herrn Prof. C. CORRENS (Münster), die Bilder von den Fasanenbastarden (Fig. 63—66) meinem Kollegen Prof. H. POLL (Berlin). Die Figuren auf Tafel IX sind nach Originalaquarellen von J. BUDER (Leipzig) ausgeführt, die er mir in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt hat. Sehr zu Dank verpflichtet bin ich ferner auch Herrn Dr. A. L. HAGEDOORN (Verrières), der mir sein anderweitig noch nicht veröffentlichtes Material über Faktorenabstoßung bei Hühnern (Vorl. IX) mitgeteilt hat; nach seinen Skizzen ist die Fig. 31 gezeichnet.

Die Schulbeispiele für die Ableitung der Spaltungsgesetze habe ich absichtlich fast alle aus Versuchen mit einem und demselben Objekt — meiner Hauptversuchspflanze *Antirrhinum majus* — entnommen. Das scheint mir nach meinen Vorlesungserfahrungen das Verständnis zu erleichtern. Der größte Teil dieser eigenen Versuche ist anderweitig noch nicht publiziert.

Die Literaturliste soll — trotz der 426 Nummern — keineswegs eine umfassende Bibliographie der Vererbungslehre sein, sondern ich habe eine beschränkte Zahl von Abhandlungen so ausgesucht, daß damit wohl jeder, der sich für eine Spezialfrage interessiert, zunächst die neuere und dadurch dann auch die hier nicht einzeln zitierte ältere Literatur darüber finden kann.

Berlin-Friedrichshagen, März 1911

ERWIN BAUR

Digitized by Google

Inhaltsverzeichnis

Seite

Vorlesung I.

Einleitung. — Was ist vererbbares Merkmal? — Die Modifizierbarkeit. — Modifikationskurven 1

Vorlesung II.

Spezialfälle der Modifizierbarkeit, einschenkelige Kurven, mehrgipfelige Kurven. — „Umschlagende" Sippen. — Die kritische Periode . . . 14

Vorlesung III.

Die Erblichkeit der Modifikationen. — Johannsens reine Linien. — Versuche von Jennings, Tower u. a. — Nachwirkungen und scheinbare Erblichkeit von Modifikationen 27

Vorlesung IV.

Die Mendelschen Spaltungsgesetze. — Beispiele von Kreuzung zweier Rassen, die sich in einem Merkmal unterscheiden. — Die Sachlage bei mehreren Unterschieden 45

Vorlesung V.

Komplikationen der Spaltungserscheinungen. — Kreuzung von Rassen, die transgredierend modifizierbar sind. — Verdeckung eines Merkmales durch ein anderes (Hypostasie, Epistasie). Abhängigkeit eines scheinbar einheitlichen Merkmales von mehreren „Erbeinheiten". — Bastardatavismus . 64

Vorlesung VI.

Beispiele von „Bastardanalysen". Antirrhinum majus. — Mäuse (Haarfarbe). — Kammform der Hühner. — Mensch. — Verhältnisse bei Panmixie in F_2, F_3 usw. 75

Vorlesung VII.

Presence-Absence-Theorie. — Beziehung zwischen Erbeinheiten und Außeneigenschaften. — Einwirkung zahlreicher Erbeinheiten auf eine Außeneigenschaft 99

Vorlesung VIII.

Eigenartige Zahlenverhältnisse in F_2 und ihre Ursachen — Einzelne Kombinationen geben keine lebensfähige Individuen. — Faktorenkoppelung. — Faktorenabstoßung. — Verschiedenheiten zwischen den männlichen und weiblichen Sexualzellen des gleichen Individuums. — Sogenannte „unreine" Spaltungen 116

Digitized by Google

Seite

Vorlesung IX.

Vererbung des Geschlechts. — Heterostylie. — Faktorenabstoßung in der Geschlechtsvererbung. — Ungleiche Dominanzverhältnisse in den beiden Geschlechtern 134

Vorlesung X.

Vererbung nach anderen Gesetzen. Vererbung nur durch die Mutter. — Vererbung mit vegetativer Spaltung in F_1. — Scheinbare Fälle von nichtmendelnder Vererbung. — Cytologisches 159

Vorlesung XI.

Die Kategorien der „Variation". — Näheres über die Mutationen . . 182

Vorlesung XII.

Speziesbastarde. — Pseudogamie 207

Vorlesung XIII.

Pfropfbastarde. — Xenienbildung 228

Vorlesung XIV.

Bedeutung der Vererbungslehre für die Tier- und Pflanzenzüchtung . . 245

Vorlesung XV.

Der Prozeß der Artbildung im Lichte der neueren experimentellen Arbeiten 258

Digitized by Google

Vorlesung I

Einleitung. — Was ist vererbbares Merkmal? — Die Modifizierbarkeit. — Modifikationskurven.

Die Frage nach dem Ursprung der Arten hat jahrzehntelang im Brennpunkt des Interesses bei Zoologen und Botanikern gestanden, aber trotzdem ist lange Zeit ganz merkwürdig wenig darüber experimentiert worden, und die Resultate der wenigen Forscher, die eine Ausnahme machten, wurden nicht beachtet. Paläontologie, vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Tier- und Pflanzengeographie haben zunächst fast ausschließlich das Tatsachenmaterial geliefert.

Von den vielen Einzelfragen der Abstammungslehre hat eben besonders die eine nach dem gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnis der heute lebenden und der ausgestorbenen Tier- und Pflanzenarten, nach der Phylogenie der heute lebenden Organismen das meiste Interesse erweckt, und die Frage nach den Ursachen und nach der Art und Weise der Entstehung und Umbildung der Arten, die eigentlich vorher beantwortet sein müßte, ist darüber vernachlässigt worden.

Für unsere Erkenntnis war das nicht gerade förderlich.

Seit dem Jahre 1900 ist hierin eine Änderung zu spüren, erst vereinzelt und dann in immer größerem Umfange sind Fragen der Artbildung und Vererbung zur Aufgabe experimenteller Untersuchungen gemacht worden.

Die Anregung kam von zwei Seiten, einmal durch die wichtigen Versuche und Beobachtungen von HUGO DE VRIES (395) über die Entstehung neuer Arten in der Gattung *Oenothera* und dann aber vor allem durch die Wiederentdeckung der MENDELschen Spaltungsgesetze der Bastarde.

Schon im Jahre 1866 hatte der Augustinermönch GREGOR MENDEL (241) höchst eigentümliche, zahlenmäßig ausdrückbare Gesetzmäßigkeiten entdeckt, die gelten, wenn man verschiedene Rassen von Pflanzen miteinander kreuzt, er hat auch die völlig richtige Deutung dieser Gesetzmäßigkeiten gefunden und hat darüber eine ausführliche Ab-

Digitized by Google

handlung veröffentlicht. Diese Entdeckung ist aber ganz unbeachtet geblieben und erst im Jahre 1900 haben drei Botaniker, HUGO DE VRIES (387, 388), C. CORRENS (64), E. TSCHERMAK (374), unabhängig voneinander diese Spaltungsgesetze der Bastarde wieder aufgefunden und veröffentlicht. Gerade die weitere Durcharbeitung dieser Mendelschen Gesetze hat sich als ungemein fruchtbar erwiesen, und es scheint heute fast so, als solle der Cambridger Zoologe R. C. PUNNETT (288) Recht behalten, wenn er sagt: „The position of the biologist of to-day is much the same as that of the chemist a century ago, when DALTON enunciated the law of constant proportions. In either case the keynote has been Discontinuity — discontinuity of the atom, and the discontinuity of the variations in living forms. With a clear perception of this principle, and after a long and laborious period of analysis, the imposing superstructure of modern chemistry has been raised upon the foundation of the atom; not otherwise may it be in biology; though here perforce the analytical process must be lengthier, both from the more complex nature of the material, and from the greater time involved in experiments on living forms."

Wenn wir uns in dieses große, neue erschlossene Gebiet der exakten Naturwissenschaften einarbeiten wollen, müssen wir uns vor allem zunächst klar werden über einige Grundbegriffe. Wir wollen uns darüber einigen, in welchem Sinne wir Worte wie Vererbung, Merkmal, Eigenschaft gebrauchen wollen. Einige solche Definitionen sollen uns zunächst beschäftigen.

Wenn wir sehen, daß Samen von gelben Tulpen wieder gelbe Tulpen, Samen von weißen Tulpen wieder weiße Tulpen geben, so sagen wir, die betreffende Blütenfarbe sei vererbt worden, sei ein samenbeständiges vererbbares Merkmal. Und durch dieses Merkmal „weiße Blütenfarbe" bezw. „gelbe Blütenfarbe" seien die beiden Tulpenarten verschieden. Ganz in der gleichen Weise reden wir von den verschiedensten mit den Sinnen wahrnehmbaren äußeren Eigenschaften der Pflanzen und Tiere als von ihren vererbbaren, für das Wesen der betreffenden Arten charakteristischen Merkmalen.

In der wissenschaftlichen Vererbungslehre können wir aber mit einer derartigen Fassung des Begriffes Vererbung nicht auskommen, wir werden uns hier viel präziser ausdrücken müssen. Es sind besonders die Arbeiten von JOHANNSEN (189, 192) und KLEBS (205), die auf diesem Gebiete viel klargelegt haben. Betrachten wir gleich ein konkretes Beispiel:

Sie kennen alle den gewöhnlichen Löwenzahn, *Taraxacum dens leonis*. Wenn Sie eine solche hier im Tiefland wildgewachsene Löwen-

Digitized by Google

zahnpflanze in zwei Stücke schneiden und die eine Hälfte weiterhin in Berlin, die andere irgendwo hoch in den Alpen auspflanzen, so werden nach ein paar Monaten die beiden Hälften sehr verschieden aussehen,

Fig. 1. Modifikationen von *Taraxacum dens leonis* (nach BONNIER).
Teile der gleichen Pflanze, der eine Teil in der Ebene, der andere im Gebirge gewachsen.

so verschieden, daß Sie die beiden Individuen wohl kaum für die gleiche Spezies halten würden, wenn Ihnen nicht ihre Geschichte bekannt wäre. Die Alpenpflanze wird zunächst nur etwa $^1/_{10}$ so groß sein als die aus der Tiefebene, aber auch die Form und der anatomische Bau der Blätter,

Digitized by Google

die Art der Behaarung, die Blütenfarbe usw. werden ganz wesentlich verschieden sein.

Der Pariser Botaniker GASTON BONNIER (37) hat entsprechende Versuche in großer Zahl mit verschiedenen Pflanzen ausgeführt. Seinen Arbeiten sind auch die nebenstehenden Abbildungen entnommen (Fig. 1).

Wenn wir nun eine solche im Gebirge völlig veränderte Pflanze wieder ausgraben und in die Ebene zurückbringen, so nehmen die hier neu zuwachsenden Teile alle ganz die alte uns vertraute Form wieder an.

Wenn Sie umgekehrt einmal versuchen, Pflanzen aus den Alpen z. B. einen Edelweißstock *Gnaphalium leontopodium* im Tieflande in fetter Gartenerde zu kultivieren, so werden Sie finden, daß die Pflanzen zwar ganz gut gedeihen, aber ein völlig verändertes Aussehen annehmen. Alle sonst durch den dichten Haarfilz weißen Teile werden grün, die Behaarung verschwindet größtenteils, die Blätter werden breiter, die Form der Blütenstände verändert sich usw. Sie können die Versuche auch insofern ändern, als Sie nicht eine Pflanze teilen und die Hälften unter verschiedenen Bedingungen kultivieren, sondern daß Sie von einheitlichen Samen, z. B. vom Löwenzahn einen Teil in der Ebene und einen Teil im Gebirge aussäen. Auch dann werden Sie zweierlei äußerlich völlig verschiedene Individuen erhalten, aber wenn Sie weiterhin Samen der Gebirgsindividuen in der Ebene aussäen, so werden die so erwachsenen Pflanzen in nichts von denen verschieden sein, deren Eltern in der Ebene gelebt haben.

Ähnliche Versuche hat in neuerer Zeit KLEBS (202—206) in großem Maßstabe ausgeführt. Er brachte seine Versuchspflanzen ebenfalls unter veränderte Außenbedingungen, kultivierte bei uns einheimische Pflanzen im feuchten Warmhaus, oder in Gewächshäuschen aus blauem oder rotem Glase und zeigte so, wie ungemein groß die Abhängigkeit der äußeren Eigenschaften von allerhand Außeneinflüssen ist.

Sehr instruktiv ist in dieser Hinsicht ein Versuch, der sich mit einer Ihnen allen bekannten viel kultivierten Zierpflanze, der chinesischen Primel *Primula sinensis*, ausführen läßt.

Es gibt rote, blaßrote und weiße Rassen, die völlig „konstant" sind. Die Blütenfarbe hängt aber auch hier in hohem Grade von leicht zu verändernden Außenfaktoren, z. B. von der Temperatur ab. Wenn wir von einer „normaler" Weise rotblühenden reinen konstanten roten Rasse *(Primula siniensis rubra)* eine Anzahl Keimpflanzen groß ziehen und dann von den etwas herangewachsenen Pflanzen, einige Wochen bevor sie blühen, einen Teil in ein feuchtes, warmes Gewächshaus bringen und sie weiterhin bei einer Temperatur von 30°—35° und etwas schattig, was sie sehr gut ertragen, aufwachsen lassen, einen andern Teil

Digitized by Google

dagegen bei einer Temperatur von 15°—20°, dann werden wir finden, daß die Warmhauspflanzen nun rein weiß blühen, wie es sonst Primeln einer weißen Rasse tun, während die bei 15°—20° gezogenen Individuen normal rote Blüten haben. Bringen wir jetzt einen solchen weißblütig gewordenen Primelstock[1]) wieder in ein kühles Gewächshaus, so bleiben zwar die vorhandenen weißen Blüten weiß, auch die in den nächsten Tagen sich öffnenden Blüten sind noch weiß, aber die sich späterhin entwickelnden Blüten sind dann wieder ganz normal rot. Wir sehen also, daß die Blütenfarbe in sehr hohem Grade von Außenfaktoren beeinflußt wird und das gleiche gilt für jede beliebige andere äußere Eigenschaft. Wir dürfen also nicht sagen, daß die „rote Blütenfarbe" dieser roten Primula vererbt werde, denn die unter gewissen Kulturbedingungen gezogenen Kinder blühen ja weiß; was diese Primel vererbt, ist vielmehr eine ganz bestimmte typische **Art und Weise der Reaktion auf Temperatureinflüsse,** d. h. vererbt wird die Fähigkeit, bei 20° rote, bei 30° weiße Blüten zu bilden.

Es gibt nun auch eine weiße Rasse von *Primula sinensis („P. s. alba")*, die immer, auch bei 20° kultiviert, weiß blüht. Wir dürfen nun, streng genommen, nicht sagen, wie wir es freilich immer tun, der Unterschied zwischen den beiden Rassen sei der, daß die eine rote, die andere weiße Blüten habe, sondern, wenn wir korrekt sein wollen, müssen wir sagen: *Primula sinensis rubra* reagiert auf Kultur bei 20° mit der Bildung von roten, auf Kultur bei 30° mit der Bildung von weißen Blüten, *Primula sinensis alba* reagiert dagegen auf Kultur bei 20° sowohl wie auch bei 30° mit weißen Blüten. Konstantes unterscheidendes Merkmal dieser beiden Rassen ist nicht ihre Farbe, sondern ihre spezifische charakteristische Art, auf die Temperatur und auf andere Außeneinflüsse mit der Blütenfarbe zu reagieren. Das müssen wir immer im Auge halten und genau die entsprechende Überlegung gilt auch für jedes beliebige andere äußere Merkmal bei Tieren sowohl wie bei Pflanzen.

Vererbt wird immer nur eine bestimmte spezifische Art der Reaktion auf die Außenbedingung, und was wir als äußere Eigenschaften mit unseren Sinnen wahrnehmen, ist nur das Resultat dieser Reaktion auf die zufällige Konstellation von Außenbedingungen, unter denen das untersuchte Individuum sich gerade entwickelt hat.

Selbstverständlich ist auch ein Individuum von *Primula sinensis rubra*, das bei 30° gezogen, von einer *Primula sinensis alba* äußer-

[1]) Pflanzen, welche aus Samen von solchen weißen Warmhausblüten erzogen werden, sind nicht verschieden von solchen aus roten Blüten. Vgl. hierüber Vorles. III.

Digitized by Google

lich gar nicht zu unterscheiden ist, damit natürlich noch lange nicht zu *Primula sinensis alba* geworden.

Paraffinum durum und Paraffinum liquidum unterscheiden sich gemeinhin dadurch, daß das eine flüssig, das andere fest ist. Wenn wir aber Paraffinum durum erhitzen, so wird es flüssig und ist dann äußerlich nicht von ebenfalls erhitztem Paraffinum liquidum zu unterscheiden. Worauf der Vergleich — mehr soll das natürlich nicht sein — hinaus soll, ist wohl klar. Es entspräche einer ganz naiven Auffassungsweise, zu sagen, die beiden Paraffine seien dadurch unterschieden, daß das eine fest, das andere flüssig sei. Was die beiden Paraffine unterscheidet, ist ja doch vielmehr die Lage ihres Schmelzpunktes, d. h. „die charakteristische Art und Weise, wie sie auf die Außentemperatur mit der Änderung ihres Aggregatzustandes reagieren." Genau ebenso naiv ist es im Grunde genommen, zu sagen, *Primula sinensis rubra* und *Primula sinensis alba* unterscheiden sich durch die Blütenfarbe, die Blütenfarbe als solche sei das vererbbare unterscheidende Merkmal.

Alle diese „Modifikationen" sind rein temporär. Ebenso wie ein geschmolzenes Paraffinum durum, wenn man es auf niedrige Temperatur bringt, wieder zu festem „normalem" Paraffinum durum wird, ebenso wird auch ein Primelstock, der im Warmhaus monatelang weiß geblüht hat, wieder rot blühen, wenn er in einen kühleren Kulturraum verbracht wird. So wenig durch Erwärmen des Paraffinum durum auf den Schmelzpunkt dieser Schmelzpunkt selbst verändert, etwa erniedrigt wird, ebenso wenig wird die charakteristische Art der *Primula sinensis rubra*, auf die Temperatur zu reagieren, durch die Kultur bei hohen Temperaturen verändert, mit anderen Worten, derartige Modifikationen sind nicht erblich.

Im Gegensatz zu diesem Modifiziertwerden, zu den Modifikationen, steht nun eine andere, seltener zu beobachtende Erscheinung. Es kann aus Gründen, die wir bisher in keinem Fall sicher kennen, aus einer *Primula sinensis rubra* plötzlich auf vegetativem Wege durch Sprossung oder als Sämling ein weißblühendes Individuum entstehen, das eine andere Art der Reaktion auf Temperatureinflüsse zeigt, das sich etwa genau so verhält, wie die *Primula sinensis alba*. Eine derartige Veränderung in der Art des Reagierens ist natürlich etwas von dem einfachen Modifiziertwerden ganz prinzipiell verschiedenes. Gerade so wie zwischen einer durch chemische Änderung bewirkten, wenn auch nur geringen Änderung des Schmelzpunktes unseres Paraffinum durum und einem einfachen Schmelzen ein prinzipieller Unterschied besteht.

Eine solche tiefgreifende Änderung, also eine Verschiebung der bisherigen konstanten typischen Art, auf Außeneinflüsse zu reagieren, ist das, was den in den letzten Jahren so viel genannten Mutationen

Digitized by Google

zugrunde liegt. Die durch diese Mutation bewirkten äußerlich sichtbaren Unterschiede zwischen den „Mutanten" und der „Stammart" können dabei sehr verschieden groß sein. Die Größe dieses äußerlich erkennbaren Unterschiedes hat für die Entscheidung, ob in einem gegebenen Falle das Resultat einer Mutation oder einer Modifikation vorliegt, keine Bedeutung. Beruht die neu aufgetretene abweichende Eigenschaft auf einer, wenn auch noch so kleinen Änderung der Reaktionsweise, d. h. vulgo ist sie erblich, so haben wir eine Mutation vor uns. Näheres über diese Mutationen und ihre Ursachen werden wir in Vorlesung XI hören. Hier sei nur auf diesen prinzipiellen Unterschied zwischen Mutationen und Modifikationen hingewiesen.

Nicht ganz so augenfällig wie bei den Pflanzen ist bei den Tieren die direkte Abhängigkeit der Eigenschaften eines Individuums von den Außeneinflüssen. Das hat verschiedene Ursachen. Zunächst sind wenigstens die höher organisierten Tiere sehr empfindlich gegen allzu starke Änderungen der Außenbedingung. Es ist nicht möglich, sie unter so extremen Verhältnissen zu kultivieren, wie dies bei vielen Pflanzen leicht angeht. Dann aber ist wieder vor allem bei den höheren Tieren in sehr weitem Umfange quasi automatisch für eine Konstanz gerade der formativ besonders einflußreichen Außenbedingungen gesorgt. Man denke z. B. an die Tiere mit einer konstanten Körpertemperatur, an die freilich wenig untersuchten aber ebenfalls automatischen Regulationen des Salzgehaltes und des osmotischen Druckes der die Gewebe umspülenden Körperflüssigkeit, an die Regulierung des Gehaltes der Körperflüssigkeit an Sauerstoff und an Kohlensäure usw. Ganz besonders gilt dies für die jugendlichen, noch in der frühesten Entwicklung begriffenen Tiere, die noch im Mutterleib eingeschlossenen Embryonen der Säugetiere, oder die in der Eischale geschützten Embryonen der Vögel usw. Und nur wachsende, embryonale Teile sind modifizierbar. Das gilt ganz ebenso ja auch für die Pflanzen. Wenn, um in einem der früheren Beispiele zu bleiben, eine Löwenzahnpflanze aus der Ebene in die Alpen verpflanzt wird, so wird ja auch nur der Neuzuwachs modifiziert, und die noch in der Ebene gewachsenen Blätter und Blüten ändern sich nicht mehr. Hätte der Löwenzahn ein abgeschlossenes, begrenztes Wachstum wie die meisten höheren Tiere, dann könnte man mit ihm derartige Modifikationsversuche nicht so leicht ausführen. Immerhin aber läßt sich auch mit Tieren experimentieren, und die im letzten Jahrzehnt einsetzende experimentelle Richtung in der Zoologie, vor allem die als Entwicklungsmechanik bezeichnete Disziplin hat schon viele schöne Resultate erzielt, die erkennen lassen, daß im Prinzip das für die Modifizierbarkeit der Pflanzen Gefundene auch für die Tiere gilt.

Digitized by Google

Es ist wohl den meisten von Ihnen bekannt, daß die Farbe der Schmetterlingsflügel in mehr oder weniger hohem Grade von der Temperatur beeinflußt wird, welche auf die Puppen in bestimmten Entwicklungsstadien einwirkt. Z. B. Puppen des Distelfalters, *Vanessa cardui*, die längere Zeit niederen Temperaturen ausgesetzt waren, etwa einen Monat in einem Eisschrank bei ungefähr 0° gehalten wurden, geben wesentlich anders gefärbte Schmetterlinge als Puppen, welche bei Zimmertemperatur, oder welche längere Zeit warm, z. B. einige Tage bei 36—37°, gehalten worden waren. Über die experimentelle Erzeugung derartiger Kälte- und Wärme-„Aberrationen", wie die Schmetterlingssammler sagen, haben DORFMEISTER (119—121), WEISMANN (404), STANDFUSS (341—346), FISCHER (135), FEDERLEY (133), und andere viel gearbeitet. Analoge sehr sorgfältige Versuche mit Käfern hat TOWER (368) ausgeführt.

Augenfällig ist auch der Einfluß von Ernährungsfaktoren auf die Farbe der Schmetterlinge. Dadurch, daß man z. B. die Raupen des Dickkopfspinners *Ocneria dispar* andersartige Futterpflanzen als die gewohnten fressen läßt, etwa Walnußblätter statt der gewohnten Eichenblätter, kann man sehr deutliche Färbungsmodifikationen erzielen. Sehr instruktive Versuche dieser Art verdanken wir z. B. PICTET (273). Lehrreich sind auch Versuche, die BABÁK (2) mit Froschlarven angestellt hat. Man kann von einer Anzahl Froschlarven gleicher Abstammung den einen Teil mit Fleischnahrung, den anderen mit Pflanzennahrung aufziehen. Beide Kategorien von Versuchstieren gedeihen gut, aber werden sehr verschieden modifiziert. Während bei den mit Fleisch groß gezogenen Kaulquappen die Darmlänge 4,4 mal so groß ist als die Körperlänge, ist bei den Pflanzenfressern der Darm 7 mal so lang wie der Körper.

In ähnlicher Weise wird wahrscheinlich auch bei den Säugern durch die Art des im jugendlichen Alter gegebenen Futters die relative Darmlänge sehr stark beeinflußt, dafür sprechen Beobachtungen an Katzen z. B. Ferner ist es sehr wahrscheinlich, daß die Schädelform, speziell die Schnauzenlänge der Raubtiere stark durch die Art des Futters der jungen Tiere modifiziert wird. Exakt ist aber über alle diese Dinge nur wenig experimentiert worden.

Sorgfältige Versuche über derartige Modifikationen bei Säugern verdanken wir SUMMER (357—359). Er konnte zeigen, daß z. B. die Schwanzlänge der Mäuse sehr wesentlich von der Temperatur beeinflußt wird, unter der die betreffenden Individuen aufwachsen. Auch die Menge der Haare hängt von der Temperatur ab. Im kalten Versuchsraume erwachsene Mäuse waren dichter behaart als in der Wärme aufgewachsene. Ähnliche Versuche hat PRZIBRAM (285) mit Ratten angestellt.

Digitized by Google

So viel hier zunächst zur ersten Orientierung. Vielleicht wundern Sie sich, daß ich so viel Zeit und Worte auf diese vielleicht manchem selbstverständlich erscheinenden Dinge verwendet habe, aber gerade in diesem Punkte müssen wir uns völlig klar sein. Unklare Vorstellungen haben hier schon sehr viel Unheil angerichtet.

Wir hätten also festgestellt, daß das, was eine Spezies charakterisiert und was vererbt wird, stets nur eine bestimmte spezifische Art und Weise der Reaktion auf Außenfaktoren ist. Das Resultat der Reaktion, d. h. die äußeren Eigenschaften eines jeden einzelnen Individuums hängen infolgedessen von zwei Dingen ab, erstens von der spezifischen ererbten Reaktionsweise der Spezies, zu der dieses Individuum gehört, und zweitens von den Außenbedingungen, unter denen sich das betreffende Individuum entwickelt hat.

Die Primel vererbt nicht eine bestimmte Blütenfarbe, sondern eine bestimmte Weise, auf die jeweiligen Außeneinflüsse mit der einen oder der anderen Färbung zu reagieren. Diese **Reaktionsweise** ist also das **vererbbare Merkmal,** das die verschiedenen Primelrassen unterscheidet, und nicht die Farbe. Und ebenso sind nicht eine bestimmte Schwanzlänge, bestimmte Dichte der Behaarung, bestimmte Länge der Kiefern usw. die vererbbaren für eine gewisse Mäuserasse charakteristischen Merkmale, sondern vererbt wird auch hier nur eine bestimmte typische Reaktionsfähigkeit auf die Außenbedingung.

Nun sind aber so gut wie nie die Außenbedingungen für die verschiedenen Individuen einer Art oder auch für die verschiedenen Organe eines Individuums genau gleich und daher rührt es, daß in ihren äußeren Eigenschaften die verschiedenen Individuen auch einer völlig einheitlichen Spezies und die verschiedenen Organe eines Individuums untereinander verschieden sind.

Für dieses Verschiedensein infolge der Verschiedenheit der Außenbedingung, für diese „Modifikationen" gelten nun sehr eigentümliche Gesetze und Regeln.

Ein sehr beliebtes Objekt für derartige Studien haben die Bohnen[1]) abgegeben. Wir wissen, daß eine große Zahl von Außenbedingungen die Größe der Bohnen beeinflußt, vor allen sind das verschiedene Ernährungsfaktoren. Ein solcher Ernährungsfaktor ist z. B. die Anzahl der Bohnen, die sich in einer Hülse entwickeln. Ist in einer Hülse nur eine Eizelle befruchtet, so wird diese Bohne besser ernährt und größer werden, als wenn mehrere Eizellen befruchtet worden wären. Ein

---

[1]) Unter „Bohnen" sind hier immer die Samen der Bohnenpflanze (*Phaseolus*) verstanden. Die Pflanze selbst wird als „Bohnenpflanze" bezeichnet werden.

Digitized by Google

anderer Ernährungsfaktor ist die Zahl der Blätter, die zur Ernährung dieser Hülse dienen, und solcher Zufälligkeiten, die alle die Größe einer Bohne beeinflussen, gibt es eine unendlich große Zahl. Wir wollen einmal hiervon beliebige herausgreifen, etwa zunächst folgende fünf:

a) Zahl der Bohnen in der betr. Hülse.
b) Zahl der Hülsen am Tragzweige.
c) Zahl der Blätter am Tragzweige.
d) Größe der Blätter am Tragzweige.
e) Belichtungsverhältnisse des Tragzweiges.

Wir wollen ferner zunächst einmal, um die Rechnung nicht allzu sehr zu komplizieren, die Annahme machen, es gäbe für alle diese 5 Ernährungsfaktoren nur je zwei Alternativen, eine die Bohnengröße fördernde Alternative und eine sie hemmende. Wir wollen einmal immer die fördernde Alternative mit großen Buchstaben, die hemmende mit dem kleinen Buchstaben bezeichnen, also folgendermaßen:

Fördernde Alternativen.	Hemmende Alternativen.
A) Geringe Zahl Bohnen in der Hülse.	a) Große Zahl Bohnen in der Hülse.
B) Geringe Zahl Hülsen am Tragzweige.	b) Große Zahl Hülsen am Tragzweige.
C) Große Zahl Blätter am Tragzweige.	c) Kleine Zahl Blätter am Tragzweige.
D) Große Blätter.	d) Kleine Blätter.
E) Günstige Belichtungsverhältnisse des Tragzweiges.	e) Schlechte Belichtungsverhältnisse des Tragzweiges.

Bohnen, die auf einer sich selbst überlassenen Bohnenpflanze erwachsen, werden sich, wenn wir nur diese 5 Faktoren in Rechnung stellen, schon im einzelnen unter sehr verschiedenen Verhältnissen entwickeln. Z. B. eine Bohne entstehe in einer vielsamigen Hülse, die an einem wenige Hülsen tragenden, reichbeblätterten, aber kleinblätterigen, gutbelichteten Zweige aufsitzt. Diese Bohne entwickelt sich also unter der „Bedingungskonstellation“ a, B, C, d, E. Andere Bohnen entwickeln sich unter anderen Konstellationen, und da alle die genannten Außenfaktoren voneinander unabhängig sind, gibt es im ganzen 32 derartige verschiedene mögliche Kombinationen, und alle haben die gleiche Wahrscheinlichkeit. Wenn wir eine große Zahl, z. B. 1000 Bohnen betrachten, dann können wir also erwarten, daß etwa je $^1/_{32}$ sich unter einer von diesen verschiedenen Konstellationen entwickelt hat. Nehmen wir nun ferner einmal der Einfachheit halber ganz willkürlich an, jeder der günstigen Faktoren, A, B, C, D, E, bedeute eine Verbesserung der Bedingungen um + 1 (mache etwa eine Bohne um 0,1 mm länger), und jeder der ungünstigen Faktoren bedeute eine Verschlechterung um — 1, so ergeben die 32 möglichen Kombinationen folgende „Werte der Bedingungskonstellationen“.

Digitized by Google

Mögliche Kombinationen	Werte der durch sie realisierten Bedingungskonstellationen	Mögliche Kombinationen	Werte der durch sie realisierten Bedingungskonstellationen
A B C D E	+ 5	a B C D E	+ 3
A B C D e	+ 3	a B C D e	+ 1
A B C d E	+ 3	a B C d E	+ 1
A B C d e	+ 1	a B C d e	− 1
A B c D E	+ 3	a B c D E	+ 1
A B c D e	+ 1	a B c D e	− 1
A B c d E	+ 1	a B c d E	− 1
A B c d e	− 1	a B c d e	− 3
A b C D E	+ 3	a b C D E	+ 1
A b C D e	+ 1	a b C D e	− 1
A b C d E	+ 1	a b C d E	− 1
A b C d e	− 1	a b C d e	− 3
A b c D E	+ 1	a b c D E	− 1
A b c D e	− 1	a b c D e	− 3
A b c d E	− 1	a b c d E	− 3
A b c d e	− 3	a b c d e	− 5

Wir erhalten also Kombinationen mit den Werten + 5 und − 5 nur je einmal, + 3 und − 3 je fünfmal, + 1 und − 1 je zehnmal, d. h. also Bedingungskonstellationen, die extrem günstig (Wert + 5), oder solche, die extrem ungünstig sind (Wert − 5), kommen nur einmal vor. Konstellationen dagegen, in denen sich die günstigen und ungünstigen Einflüsse nahezu die Wage halten (Werte + 1, − 1), kommen zehnmal vor. Und je extremer ein Konstellationswert wird, desto seltener kommt er vor.

In Form einer Kurve dargestellt ist die Häufigkeit der verschiedenen Konstellationswerte also die nebenstehende.

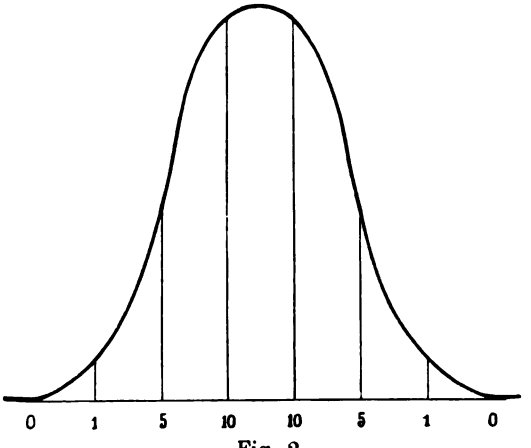


Fig. 2.

Nun hatten wir ja gehört, daß von einem gewissen Quantum Bohnen jeweils ungefähr gleichviele sich unter je einer von den 32 verschiedenen Bedingungskonstellationen entwickelt haben müssen. Die Folge ist, daß von einem gegebenen Quantum Bohnen 1/32 unter der extremen günstigen Konstellation + 5 und ebenso 1/32 unter der extremen ungünstigen Konstellation − 5 aufgewachsen sein muß, da diese Konstellationswerte ja nur je 1-mal vorkommen. Dagegen müssen

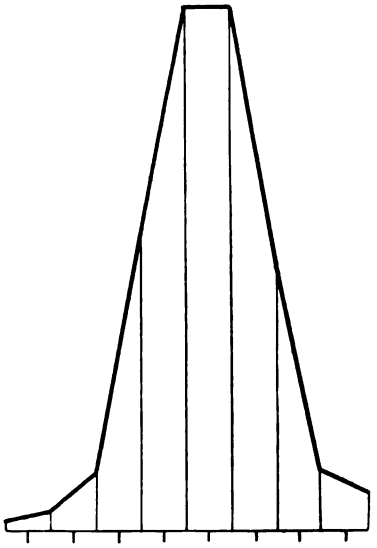
Digitized by Google

5/32 sich unter den Konstellationswerten + 3 bezw. — 3 entwickelt haben, da, wie wir gesehen haben, je **5** der möglichen Kombinationen diese Werte aufweisen, und endlich müssen je **10**/32 der Bohnen sich unter den Konstellationswerten + 1 bezw. — 1 entwickelt haben, die je **10**-mal vorkommen.

Hätten wir nun statt 5 Außenfaktoren eine größere Zahl gewählt, etwa 6, so hätten wir statt der Zahlenreihe 1, 5, 10, 10, 5, 1 die Reihe 1, 6, 15, 20, 15, 6, 1 erhalten, und jede beliebige größere Zahl von Faktoren würde ebenfalls Zahlenreihen geben, die wie:

1
1 2 1
1 3 3 1
1 4 6 4 1
1 5 10 10 5 1
1 6 15 20 15 6 1
1 7 21 35 35 21 7 1 usw.

identisch sind mit den Exponentenwerten des Binoms $(a + b)^n$, d. h. also der GAUSSschen Wahrscheinlichkeitskurve entsprechen. Bei den Bohnen geht nun der Änderung der Konstellationswerte die Änderung der Größe ungefähr parallel, d. h. unter besseren Bedingungskonstel-



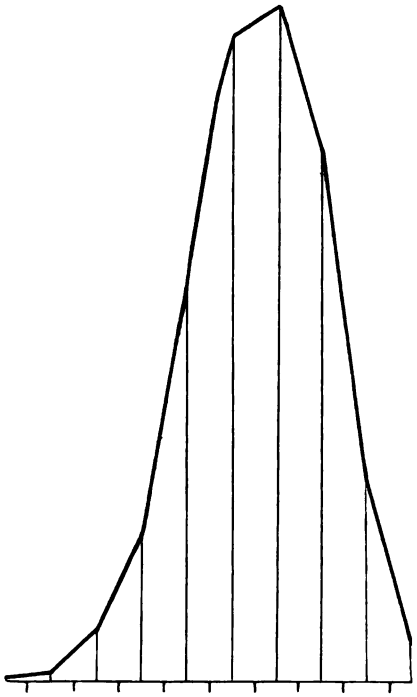
Gewichte in cg	25	30	35	40	45	50	55	60
Gefundene Zahl von Bohnen mit diesen Gewichten . . .	1	2	6	31	55	55	28	6	4

Fig. 3. Gewichte von 188 Bohnen (JOHANNSENS Linie K) nach JOHANNSEN. Es hatten also: 1 Bohne ein Gewicht zwischen 20 und 25 cg, 2 Bohnen Gewichte zwischen 25 und 30 cg, 6 zwischen 30 und 35 cg usw.

Digitized by Google

lationen erwachsene Bohnen sind entsprechend größer, unter schlechteren erwachsene sind entsprechend kleiner.

Da nun, wie wir gesehen haben, extrem günstige Bedingungskonstellationen ebenso selten sind wie extrem ungünstige, und die Konstellationswerte umso häufiger vorkommen, je mehr sich die günstigen Faktoren und die ungünstigen die Wage halten, ist zu erwarten, daß auch extrem große und extrem kleine Bohnen sehr selten sein werden, und daß die verschiedenen dazwischenliegenden



Gewichte in cg	20	25	30	35	40	45	50	55	60
Gefundene Zahl von Bohnen mit diesen Gewichten : . .	1	2	14	38	104	172	179	140	53	9

Fig. 4. Gewichte von 712 Bohnen einer einheitlichen reinen Linie (J) nach JOHANNSEN.

Bohnengrößen **umso häufiger** vorkommen, **je weniger extrem sie sind,** d. h. je mehr sie sich dem Mittel nähern. Und zwar wird dieses Ansteigen der Häufigkeit ungefähr in der gleichen Kurve erfolgen müssen, in der die Häufigkeit der verschiedenen Konstellationswerte ansteigt, d. h. in der **Zufallskurve.**

Wir wollen sehen, wie weit die empirisch gefundenen Zahlen mit den so theoretisch geforderten übereinstimmen. Wir brauchen z. B. nur alle Bohnen eines ganz einheitlichen Beetes zu wiegen und in eine Anzahl von Gewichtsklassen einzuteilen und zuzusehen, wieviele Bohnen

Digitized by Google

jeweils auf die verschiedenen Klassen fallen. Ich gebe auf Seite 12 in Kurvenform die Häufigkeit der Bohnengewichte, die in einer entsprechenden Untersuchung von JOHANNSEN (189) gefunden wurden.

Sie sehen in der Tat eine sehr weitgehende Ähnlichkeit mit der Zufallskurve.

Entsprechende Statistiken sind in großer Zahl von den verschiedensten Objekten aufgenommen worden. Fig. 4 (s. S. 13) stellt ebenfalls nach JOHANNSEN (189) die Kurve der Gewichte der Bohnen von verschiedenen aber zu ein und derselben Art gehörenden Pflanzen von Buschbohnen dar.

Die nachstehende Tabelle zeigt nach eigner Zählung die Zahlen der Fiederblattpaare der verschiedenen Blätter eines Vogelbeerbäumchens, *Sorbus Aucuparia.*

Zahl der Fiederpaare	4	5	6	7	8
Häufigkeit der Blätter mit diesen Zahlen	**5**	**59**	**141**	**61**	**5**

Wir finden also tatsächlich häufig Kurven, die mit der Zufallskurve eine sehr große Ähnlichkeit zeigen.

Vorlesung II

Spezialfälle der Modifizierbarkeit, einschenkelige Kurven, mehrgipfelige Kurven. — „Umschlagende" Sippen. — Die kritische Periode.

Wir haben am Schluß der letzten Vorlesung gehört, daß eine statistische Untersuchung der Modifikationen beliebiger, in Zahlen ausdrückbarer Eigenschaften verschiedener Organe eines Individuums oder auch verschiedener Individuen einer einheitlichen Sippe auffallend häufig Zahlenreihen ergibt, die mehr oder weniger der Zufallskurve entsprechen.

Wir hatten auch schon gehört, woher die Ähnlichkeit mit der Zufallskurve in diesen Fällen rührt. Sie kommt daher, daß auf alle diese Eigenschaften eine große Anzahl von sich ganz unabhängig untereinander, „zufällig" kombinierenden Außenfaktoren teils fördernd, teils hemmend einwirken. Da diese Faktoren sich rein nach den Zufallsgesetzen kombinieren, so ist leicht zu berechnen, daß Fälle, wo nur fördernde, ebenso wie Fälle, wo nur hemmende Faktoren zusammentreffen, selten sein werden, daß dagegen die Wahrscheinlichkeit einer Kombination umso größer wird, je mehr in ihr hemmende und fördernde Faktoren sich die Wage halten.

Digitized by Google

Fig. 5 zeigt Ihnen einen von dem englischen Statistiker GALTON konstruierten Apparat, der sehr schön diese Gesetzmäßigkeiten ad oculos demonstriert. Läßt man aus dem Behälter A durch die Öffnung B eine Anzahl von Schrotkörnern über die benagelte Fläche herabrollen, so werden die Schrotkörner sehr häufig auf die Stifte aufstoßen. Jede Schrotkugel hat bei jedem Aufstoß ganz genau die gleiche Chance, nach rechts wie nach links abzuspringen, und dementsprechend werden sich die Sprünge nach rechts und nach links rein nach den Zufallsgesetzen kombinieren. Das Endergebnis ist dementsprechend, daß in die äußersten Fächer nur wenige, in die mittleren Fächer mehr Schrotkugeln fallen.

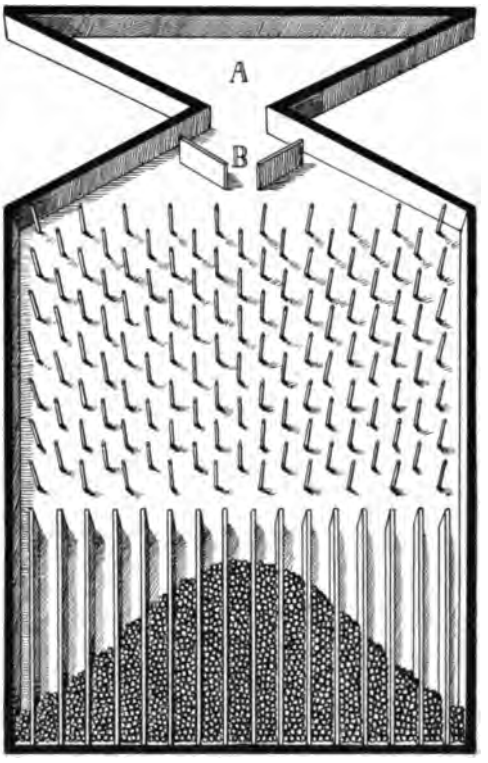


Fig. 5.

Wenn man sich einen derartigen Apparat mit der nötigen Sorgfalt konstruiert, so bekommt man damit tatsächlich eine Verteilung der Schrotkörner, die sehr weitgehend der Zufallskurve entspricht.

Wenn die mehr oder weniger große Übereinstimmung der statistisch zu ermittelnden Kurve der Modifikationen nur deshalb mit der Zufallskurve eine so weitgehende Ähnlichkeit hat, weil sie gewissermaßen die Gesetze widerspiegelt, welche die Kombinationen der verschiedenen wirksamen Außenbedingungen beherrschen, dann muß es natürlich möglich sein, diese Kurven, „Modifikationskurven", wie wir sie heißen wollen, nach Willkür zu ändern. Wenn wir z. B. dafür sorgen, daß für eine gegebene Anzahl von Individuen die Außenfaktoren möglichst gleich sind, welche irgend eine Eigenschaft beeinflussen, dann muß diese Eigenschaft bei allen Individuen nahezu gleich ausgebildet sein. Dieser Versuch ist zwar sehr leicht postuliert, aber in der Praxis sehr schwer auszuführen. Wenn Sie allein an die fünf in der letzten Vorlesung willkürlich herausgegriffenen Faktoren für die Bohnengröße denken, an denen wir die Zufallskurve abgeleitet haben, werden Sie

Digitized by Google

zugeben, daß es nicht möglich sein dürfte, zu erreichen, daß alle Bohnen eines Bohnenstockes unter gleichen Bedingungen aufwachsen. Und die gleichen Schwierigkeiten werden Sie finden, wenn Sie versuchen, eine größere Anzahl von Pflanzen unter völlig gleichen Bedingungen vom ersten Keimungstage an zu ziehen. Auch wenn wir die Samen in einem möglichst gleichmäßig gedüngten Beete aussäen, so werden kleine Unterschiede in der Nährsalzzufuhr nicht zu vermeiden sein, ferner werden die verschiedenen Samen zu verschiedener Zeit keimen, der eine bei kaltem Regenwetter, der andere bei warmem, sonnigem Wetter, und alles dies bedingt schon Ungleichheiten.

Immerhin gelingt es aber, durch derartige Versuche das Verschiedensein wenigstens sehr wesentlich einzuschränken, so daß die extremen Modifikationen verschwinden. In einem Versuche, den KLEBS (205) angestellt hat, gelang es, eine Sippe von *Sempervivum* (Hauswurz), die sonst Blüten mit ziemlich verschiedener Staubblattzahl ausbildet, durch möglichst gleichmäßige Kulturbedingungen dahin zu bringen, daß sie fast nur Blüten mit der gleichen Zahl von Staubblättern entwickelte. Während diese Sippe nämlich sonst Blüten mit 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 und 10 Staubblättern aufwies, waren unter den von KLEBS angewendeten Kulturbedingungen über 90%, in einem Falle sogar 98,8% aller Blüten in bezug auf die Staubblattzahl gleich, hatten durchweg 5 Staubblätter, und nur 1,2% der Blüten wies andere Staubblattzahlen, 6 oder 4 auf.

So schwierig es nun ist, durch Aufhebung aller Ungleichheiten in den Außenbedingungen das Verschiedensein der einzelnen gleichnamigen Teile eines Individuums oder der verschiedenen Individuen einer Sippe zu verhindern, so leicht ist es, durch willkürlich gesetzte Kulturbedingungen den Mittelwert zu verschieben, um den sich die verschiedenen Modifikationen eines Individuums oder eines Organes gruppieren. Wenn wir z. B. von der Bohnensippe, deren Modifikationskurve in Fig. 4 dargestellt ist, eine Gruppe (A) von Pflanzen in guter Gartenerde unter möglichst günstigen Kulturbedingungen ziehen, und eine zweite Gruppe (B) ohne besonders sorgfältige Pflege, dann werden wir finden, daß die Individuen der Gruppe A im Durchschnitt größere Bohnen haben werden, daß also der Gipfel der Kurve nicht mehr etwa bei 45—50 cg, sondern jetzt vielleicht bei 55—60 cg liegen wird. Es werden ferner die größten Bohnen der Gruppe A wesentlich größer sein als die größten Bohnen der Gruppe B. — Das Resultat aller derartigen Versuche können wir wohl am besten in der Weise formulieren, daß wir sagen, die statistisch zu ermittelnde Kurve der verschiedenen Modifikationen, welche die verschiedenen Organe eines Individuums oder die verschiedenen Individuen einer einheitlichen Sippe zeigen, ist durchaus nicht etwas Starres, Unveränderliches, sondern sie hängt in ihrer Form

Digitized by Google

und ihren relativen Werten ab von den Außenbedingungen, die auf die verschiedenen Organe oder die verschiedenen Individuen eingewirkt haben.

Wenn wir zunächst rein empirisch statistische Modifikationskurven aufnehmen, von der Art, wie sie in den Figuren 3 u. 4 abgebildet sind, so finden wir sehr häufig auch Kurven mit sehr geringer oder gar keiner Ähnlichkeit mit der Zufallskurve. Ein Beispiel von einer solchen Kurve gibt Ihnen Fig. 7, in der die verschiedenen Modifikationen der Blumenblattzahl von *Caltha palustris*, der Sumpfdotterblume, dargestellt sind.

Daß durchaus nicht alle Modifikationskurven mit der Zufallskurve übereinstimmen, darf uns nicht weiter wundern, denn wir dürfen ja eine solche Übereinstimmung nur erwarten, wenn zwischen den „Änderungen der Konstellationswerte der Außenbedingungen" und der „Änderung der betreffenden untersuchten Eigenschaft', ein sehr weitgehender Parallelismus besteht. Also nur, wenn in unserem schematischen Beispiele die unter besonders guten Bedingungskonstellationen erwachsenen Bohnen auch ganz entsprechend größer, die unter schlechteren Konstellationen ganz entsprechend kleiner sind, wird die statistische Kurve der Bohnengröße mit der Zufallskurve übereinstimmen.

Dieser Parallelismus besteht aber nun durchaus nicht immer. Wir hatten gesehen, daß die Größe der Bohnen sehr wesentlich beeinflußt wird durch Ernährungsverhältnisse. Mit besserer Ernährung werden die Bohnen größer. Aber dieses Größerwerden hat seine, je nach der Bohnenart verschieden liegende Grenze. Wenn die maximale Bohnengröße einmal erreicht ist, dann hilft eine weitere Verbesserung der Bedingungskonstellationen nicht. Die Größe nimmt nicht dauernd zu. Bei unsern Bohnen liegt diese obere Grenze ungefähr bei 1,5 g, also bis etwa zu diesem Gewicht geht hier die Änderung der Größe parallel der Verbesserung der Werte der Bedingungskonstellationen, aber von hier ab hört das auf. Nun kommen aber schon so extrem günstige Bedingungskonstellationen, die ein Ansteigen der Bohnengröße bis zu 1,5 g ermöglichen, in der Natur unter den sogenannten „normalen" Existenzbedingungen äußerst selten, ja so gut wie nie vor, es wird also die Grenze der Modifizierbarkeit in Praxi fast nie erreicht, sondern die Bedingungskonstellationen schwanken nur unterhalb dieser Grenze, wo also der Parallelismus noch besteht. Nur deshalb gibt die statistische Kurve der Bohnengewichte ein ziemlich getreues Bild der Zufallskurve.

Digitized by Google

Es ist aber sehr oft der Fall, daß derartige Grenzen der Modifizierbarkeit noch ganz innerhalb der in der Natur oft vorkommenden Bedingungskonstellationen liegen.

Wir wollen, um uns das klar zu machen, wieder auf unser altes Schema zurückgreifen. Wir hatten gefunden, daß schon, wenn wir von den vielen auf die Bohnengröße einwirkenden Faktoren eine kleine Zahl herausgreifen, sich feststellen läßt, daß nur wenige Bohnen unter extrem günstigen (+ 5) bezw. extrem ungünstigen (— 5) Konstellationen sich entwickeln, ein schon etwas größerer Teil unter etwas mehr dem Mittel

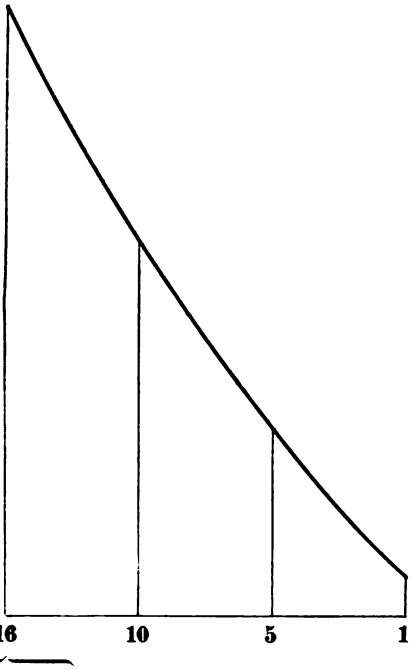


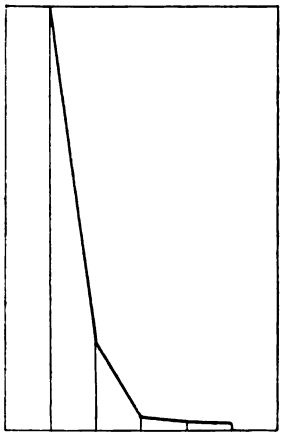
Fig. 6.

genäherten Konstellationen und die Hauptmasse schließlich unter Konstellationen, bei denen sich die ungünstigen und die günstigen Faktoren ungefähr die Wage halten. Bleiben wir nun bei diesem Beispiele und nehmen wir einmal an, schon bei der Konstellation vom Werte + 1 sei die obere Grenze der Modifizierbarkeit der Bohnengröße erreicht und die unter den Konstellationen + 3 und + 5 erwachsenen Bohnen seien deswegen nicht mehr größer, dann würde eine Statistik der Bohnengewichte folgendes zeigen: 16 (10 + 5 + 1) Teile der Bohnen wären von einer bestimmten Größe, 10 Teile wären um — 1 kleiner, 5 Teile um — 3 kleiner und ein Teil um — 5, oder in Kurvenform hätten wir obiges Bild. (Fig. 6.)

Digitized by Google

Derartige einschenkelige Kurven oder „halbe Kurven", wie man sie auch genannt hat, finden sich in der Natur ziemlich häufig. Fig. 7 gibt z. B. die Statistik der Zahl der Blumenblätter der Sumpfdotterblume *(Caltha palustris)*. Hier liegt demnach offenbar die untere Grenze der Modifizierbarkeit der Zahl der Blumenblätter schon ziemlich nahe bei mittleren Werten der Bedingungskonstellationen, ähnlich wie in unserem schematischen Beispiele.

Wie wir eingangs dieser Vorlesung gehört haben, liegt es stets mehr oder weniger in unserer Macht, durch Kultur unter willkürlich gesetzten Bedingungen das Mittel der Konstellationswerte und damit



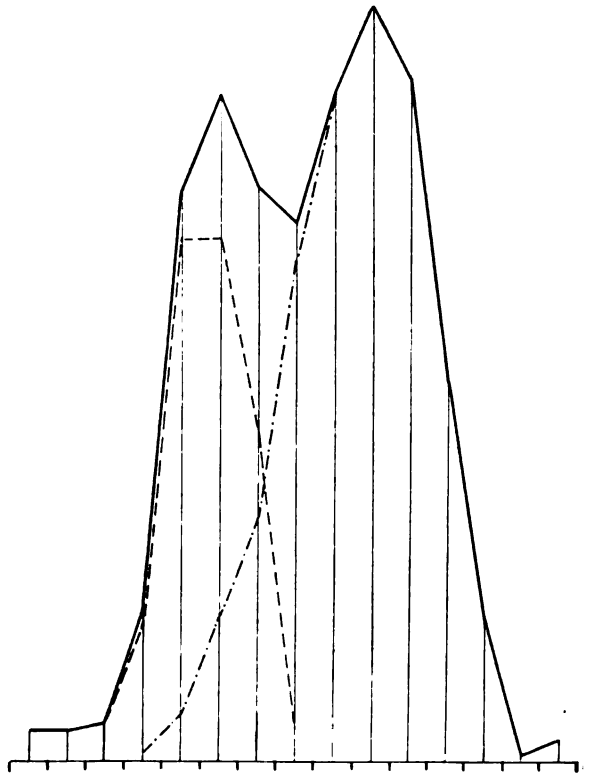
Blumenblattzahl	4	5	6	7	8	9	10
Gefundene Zahl Blüten mit dieser Blumenblattzahl . .	0	228	45	6	4	3	0

Fig. 7. Kurve der Zahl der Perigonblätter von 281 Blüten von *Caltha palustris* (Sumpfdotterblume).

auch das Mittel der Modifikationen zu verschieben. Das hat nun sehr eigenartige Konsequenzen. Es kann nämlich bei einer bestimmten Kulturmethode das Mittel der Bedingungskonstellationen gerade bei einem Werte liegen, der auch die Grenze der Modifizierbarkeit des untersuchten Merkmals bildet, und bei einer anderen Kultur kann das Mittel der Werte der Bedingungskonstellationen so verschoben sein, daß der Konstellationswert, bei welchem die Grenze der Modifizierbarkeit liegt, jetzt eine ganz extreme Lage hat. Und dementsprechend ist es möglich, für ein und dieselbe Sippe einmal Kulturbedingungen zu wählen, bei denen ihre Modifikationskurve eine typische halbe Kurve darstellt, wie andererseits Kulturbedingungen, bei denen die Modifikationskurve ziemlich genau mit der Zufallskurve übereinstimmt.

Digitized by Google

Auch sonst zeigen sich noch allerhand Abweichungen der Modifikationskurve von der Zufallskurve. Im einzelnen Falle klarzulegen, woher gerade diese oder jene bestimmte Form der Kurve rührt, dürfte wohl nur selten gelingen. Wo kein Parallelismus zwischen Modifizierung und Veränderung der Werte der Bedingungskonstellationen besteht, können natürlich die verschiedensten Kurven zustande kommen.



Gewichte in cg . .	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85
Linie B (—·—) .	—	—	—	1	6	19	32	66	88	100	90	50	19	1	3	
Linie O (— —) .	4	4	5	19	69	69	44	5	—	—	—	—	—	—	—	
Summe von B + O	4	4	5	20	75	88	76	71	88	100	90	50	19	1	3	

Fig. 8.

Näher beschäftigen wollen wir uns hier nur noch mit einem sehr häufig vorkommenden Typus abnormaler Modifikationskurven, es sind dies die zwei- und mehrgipfeligen Kurven. Wenn Sie bei der statistischen Kurve der Modifikationen verschiedener Individuen einer Pflanzen- oder Tierspezies zweigipfelige Kurven finden, dann müssen Sie zunächst immer mit größter Skepsis prüfen, ob die untersuchte Sippe wirklich auch im strengsten Sinne rein ist.

Digitized by Google

Wenn wir in einem Beete zwei verschiedene reine Linien von Bohnen durcheinander wachsen haben, von denen die eine die in Fig. 8 mit — —, die andere die mit —·— bezeichnete Modifikationskurve aufweist, dann wird eine statistische Aufnahme der Bohnengewichte des ganzen Beetes die zweigipfelige, in Fig. 8 mit —— eingezeichnete Kurve geben.

Auch das Vorhandensein von zwei oder mehreren Altersklassen in einem statistisch untersuchten Bestande, z. B. in einem Heringsschwarm, kann eine zwei- oder mehrgipfelige Kurve verursachen.

Eine andere Ursache zu mehrgipfeligen Modifikationskurven und auch zu sonstigen unregelmäßigen Kurven innerhalb einer reinen Sippe liegt auch natürlich darin, daß die verschiedenen Werte der Bedingungskonstellationen für die verschiedenen Individuen selber durchaus nicht immer der Zufallskurve entsprechen. Wie solche atypische Kurven der Konstellationswerte zustande kommen können, ist leicht abzuleiten. Es braucht z. B., um hier nur eine Möglichkeit herauszugreifen, unter den verschiedenen Faktoren, die ein Merkmal beeinflussen, nur einer zu sein, der einen viel stärkeren Einfluß ausübt als die übrigen, dann wird schon die Kurve der Konstellationswerte (Seite 11) mehrgipfelig werden. Im einzelnen will ich das hier nicht ableiten. Man braucht z. B. nur in unserm Bohnenschema S. 11 die Annahme zu machen, der Faktor B sei von so überragender Wichtigkeit, daß er eine Verschiebung der Konstellationswerte nicht bloß um + 1 bezw. — 1, wie die anderen, sondern um + 5 bezw. — 5 bewirkt, dann bekommen wir schon eine zweigipfelige Kurve für die Häufigkeit der verschiedenen Werte der Bedingungskonstellationen.

Derartige zweigipfelige Modifikationskurven leiten über zu einer eigentümlichen Art der Modifizierbarkeit, die auf den ersten Blick wenig Ähnlichkeit mit der sonstigen Modifizierbarkeit hat, wie wir sie bisher kennen gelernt haben. Es handelt sich um die sogenannten umschlagenden Sippen. Wir wollen auch hier einmal und zwar jetzt zum letzten Male von unserem Bohnenschema ausgehen. Wir wollen einmal annehmen, wir hätten eine Bohnenrasse vor uns, die folgende eigenartige Beschränkungen der Modifizierbarkeit zeigte: Es sollen Änderungen in den Werten der Bedingungskonstellationen von — 5 über — 3, — 1 bis + 1 ganz ohne Einfluß auf die Bohnengröße bleiben, sodaß also alle unter diesen verschiedenen Bedingungskonstellationen erwachsenen Bohnen untereinander gleich groß seien, daß dagegen alle unter den Bedingungskonstellationen + 3 und + 5 erwachsenen un-

Digitized by Google

vermittelt größer seien als die übrigen, daß also gerade zwischen den Konstellationen + 1 und + 3 ein gewisser Umschlagepunkt für die Bohnengröße läge, dann müßten von den Bohnen einer solchen Bohnenpflanze $^{26}/_{32}$, d. h. die unter den Konstellationen — 5, — 3, — 1 + 1 erwachsenen, eine bestimmte Größe haben und $^{6}/_{32}$, d. h. die unter den Konstellationen + 3 und + 5 erwachsenen eine andere. Läge der Umschlagepunkt etwa zwischen — 1 und + 1, dann wären $^{16}/_{32}$ von einer gewissen Größe und $^{16}/_{32}$ von einer anderen Größe. Derartige Bohnensippen wären dann in bezug auf Bohnengröße umschlagend. Wie gesagt, ist dies jedoch ein erfundenes Beispiel, Bohnenarten, die in bezug auf die Bohnengröße umschlagen, kennen wir nicht, aber sonstige Arten, die ein derartiges Umschlagen zwischen nur zwei Modifikationen an Stelle einer ganzen Anzahl von verschiedenen Modifikationen zeigen, kennen wir in großer Zahl. Hierher gehören z. B. die sog. zwangsgedrehten Rassen von einer Distelart, *Dipsacus silvestris*, von denen ein Exemplar in Fig. 9 abgebildet ist. Wie diese Zwangsdrehung anatomisch zustande kommt, kann ich hier nicht auseinandersetzen, uns interessiert hier nur der Umstand, daß es von vielen Pflanzen Sippen gibt, bei denen alle besonders gut ernährten Individuen zwangsgedrehte Stengel haben. Sät man Samen von solchen Rassen in reichlich gedüngte Erde und sorgt dafür, daß die jungen Pflanzen nicht zu nahe beisammen stehen, daß also jedes Individuum möglichst viel Licht- und Luftzutritt hat, dann wird man fast ausschließlich zwangsgedrehte Individuen erhalten. Behandelt man aber

Fig. 9. *Dipsacus silvestris.*
Pflanzen einer zwischen normalem (a) und zwangsgedrehtem (b) Wuchs umschlagenden Sippen (nach DE VRIES).

Digitized by Google

die Sämlinge alle gleichmäßig schlecht, sät etwa sehr dicht in magere Erde, so wird man unter Umständen keine einzige gedrehte Pflanze erhalten. Sorgt man nicht für eine derartige Gleichmäßigkeit der Bedingungen, sondern sät ohne besondere Sorgfalt in gewöhnlicher Weise aus, dann werden natürlich die Bedingungen für die einzelnen Individuen ungleich sein und dementsprechend erhält man teils gedrehte, teils ungedrehte Pflanzen.

Wir haben also hier ein Beispiel dafür, daß ein Merkmal, in diesem Fall die Form des Stengels, nur in zwei Modifikationen auftritt und nicht in einer großen Anzahl von Abstufungen, wie wir sie etwa bei den Bohnengewichten gefunden haben. Obschon die einzelnen Individuen unter einer großen Zahl von verschiedenen Bedingungskonstellationen aufwachsen, wenige unter extrem günstigen und wenige unter extrem ungünstigen, die große Mehrzahl aber unter mittleren Konstellationswerten, finden wir hier keineswegs eine einigermaßen entsprechende Anzahl verschiedener Modifikationen, sondern nur zwei. Bei einem bestimmten Konstellationswerte der Ernährungsbedingungen, oder weniger gelehrt gesagt, bei einem Minimum guter Ernährung liegt ein Grenzpunkt, alle Individuen, die jenseits dieser Grenze, unter schlechterer Ernährung aufgewachsen sind, haben einfache Stengel, alle diesseits aufgewachsenen haben gedrehte Stengel.

Es gibt nun auch Rassen, welche nicht bloß zwischen zwei Modifikationen umschlagen, sondern zwischen mehreren, und diese Art des Umschlagens leitet natürlich über zu dem „Umschlagen zwischen sehr vielen Modifikationen", d. h. zu dem gewöhnlichen Modifiziertwerden. Sie sehen also, das Umschlagen der sogenannten umschlagenden Sippen ist nur ein Spezialfall des Modifiziertwerdens.

Für solche „umschlagende Sippen" hat DE VRIES (395) ursprünglich in seiner Mutationstheorie den Ausdruck „Zwischenrassen" vorgeschlagen. Z. B. ist das DE VRIESsche *Trifolium pratense quinquefolium*, das dann später besonders von TINE TAMMES (361) eingehend untersucht worden ist, eine solche umschlagende Sippe.

Diesen Terminus Zwischenrasse wollen wir nicht gebrauchen, weil DE VRIES ihn auch für Sippen verwendet hat, die eine ganz prinzipiell andere Erblichkeit haben wie z. B. die „gestreiften" Rassen vom Gartenlöwenmaul (*Antirrhinum majus)* Fig. 23 Taf. I, und für viele buntblätterige Sippen. Näheres über diese zweite Kategorie von „Zwischenrassen" im DE VRIES'schen Sinne werden wir in Vorl. XI hören. Eine ausführliche Literaturzusammenstellung für das Thema „Zwischenrassen" finden Sie in einer Abhandlung von E. LEHMANN (217) über Zwischenrassen bei *Veronica*.

Digitized by Google

Soviel hier zur ersten Orientierung über die Gesetze des Modifiziertwerdens. Wir werden im Laufe der nächsten Vorlesung sehr viel auf das hier Besprochene zurückgreifen.

Wenn wir beobachten, wie unter dem Einfluß von allen möglichen verschiedenen Außenfaktoren die Eigenschaften der Pflanzen modifiziert werden, so fällt uns immer wieder auf, daß dieser Einfluß irgend eines Außenfaktors zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden ist. Sehr schön ist dies zu demonstrieren an einer Rasse von Mohn (*Papaver somniferum var. polycephalum*), die dadurch ausgezeichnet ist, daß bei ihr eine mehr oder weniger große Anzahl der Staubfäden in Fruchtblätter, „Nebencarpelle", umgewandelt ist. Die Zahl dieser Nebencarpelle ist an verschiedenen Individuen und an den verschiedenen Blüten eines Individuums sehr verschieden und es läßt sich leicht feststellen, daß es Ernährungsfaktoren sind, welche die Zahl der Carpelle beeinflussen. Gut genährte Pflanzen haben viele, schlecht genährte weniger oder gar keine Nebencarpelle (Fig. 10). Aber nur die Ernährungsfaktoren, die in einem ganz bestimmten Alter auf die jungen Pflanzen einwirken, haben einen Einfluß, so hat H. DE VRIES (395) die Beobachtung machen können, daß Pflanzen dieser Mohnrasse, die in einem gewissen Alter schlecht behandelt wurden, etwa Mangel an Wasser litten, oder gerade in diesem Zeitraum verpflanzt wurden, später nur einfache Blüten ohne Nebencarpelle bildeten, auch wenn sie in ihrem weiteren Leben unter sehr günstigen Ernährungsbedingungen standen und dementsprechend sich weiterhin sehr kräftig entwickelt hatten. Umgekehrt bildeten Pflanzen, die gerade in dieser genannten „kritischen Periode" unter besonders günstigen Bedingungen lebten, sehr nebencarpellreiche Blüten (Fig. 11), auch wenn sie später unter sehr ungünstigen Bedingungen standen.

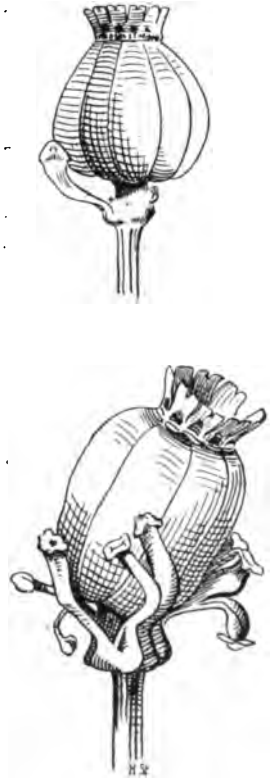


Fig. 10. *Papaver somniferum polycephalum.* Nebencarpellarme Blüten (nach DE VRIES-KLEBAHN).

Woher der große Einfluß der Ernährungsbedingungen in dieser kritischen Periode rührt, ist in diesem Falle sehr leicht ver-

Digitized by Google

ständlich. An Pflanzen, die gerade in diesem fraglichen Alter stehen, findet die Anlage und Differenzierung der Blüten an den Vegetationspunkten statt und in etwa 14 Tage älteren Pflanzen sind in den Blüten die einzelnen Teile schon differenziert, ihre weitere Entwicklung ist damit festgelegt. In ähnlicher Weise läßt sich auch sonst sehr häufig eine bestimmte kritische Periode für den Einfluß eines Außenfaktors erkennen. Bei *Primula sinensis* liegt z. B. die kritische Periode für die Bestimmung der Blütenfarbe in den Blütenknospen auf einem Entwicklungsstadium ungefähr 5—8 Tage vor dem Aufblühen der Knospen. Bei Schmetterlingen endigt die kritische Periode des Temperatureinflusses auf die Flügelfarbe in einem gewissen Zeitpunkt des Puppenstadiums, und ähnliche Beispiele ließen sich leicht in großer Zahl anführen.

Fig. 11. *Papaver somniferum polycephalum.* Nebencarpellreiche Blüten (nach DE VRIES-KLEBAHN).

Wir sahen, daß beim Mohn die kritische Periode für die Zahl der Nebencarpelle zusammenfällt mit der Zeit, in der die betreffende Blüte sich am Vegetationspunkte differenziert. Da nun aber an einem Individuum sich nacheinander zu verschiedenen Zeiten eine ganze Anzahl von Blüten entwickelt, so folgt ohne weiteres schon hieraus, daß in den kritischen Perioden verschiedener Blüten eines Individuums die Außenfaktoren ganz verschieden einwirken können, und daß demnach auf einem Individuum Blüten mit sehr verschiedener Carpellzahl sitzen können. Das ist denn auch tatsächlich der Fall. Bei Tieren, mit einer abgeschlossenen individuellen Entwicklung sind derartige Fälle, daß einzelne Teile eines Tieres verschieden modifiziert werden, im allgemeinen nicht möglich, und Tiere, die vegetativ weiter wachsen, sprossen wie die Pflanzen, sind daraufhin nicht untersucht. Umgekehrt sind entsprechend bei den Pflanzen mit ihrem meist nicht begrenzten individuellen Wachstum Modifikationen, die für ein ganzes Individuum gelten, sehr selten. Der Begriff Individuum ist ja bei der Mehrzahl der Pflanzen wegen der spontanen vegetativen Vermehrung oder der doch künstlich

Digitized by Google

leicht möglichen Teilung und Vermehrung durch Stecklinge gar nicht aufrecht zu erhalten.

Die kritische Periode für den Einfluß eines Außenfaktors kann nun aber auch vielfach schon in ganz unerwartet frühen Entwicklungsstadien liegen. Über eine hübsche derartige Beobachtung hat NORDHAUSEN (267) berichtet. Es ist lange bekannt, daß an einem und demselben Baume die Blätter einen ganz verschiedenen anatomischen Bau haben, je nachdem, ob sie an einem stark beschatteten Aste etwa im Innern der Baumkrone, oder ob sie an einem gut belichteten Aste sitzen. Lichtblätter der Buche z. B. haben zwei Schichten Palisadenzellen, Schattenblätter dagegen nur eine.

Die kritische Periode für die Bestimmung des Blattbaues, ob ein Licht- oder ein Schattenblatt daraus werden soll, liegt hier schon in sehr jungen Stadien noch in den geschlossenen Knospen, die im Sommer schon für das nächste Jahr ausgebildet werden und dann im nächsten Frühjahr erst austreiben. Ein Ast, der im Sommer 1910 gut belichtet war, bildet also im Jahre 1911 Blätter mit dem Bau der Lichtblätter aus, auch wenn man ihn ganz schattig hält, und umgekehrt, ein Ast, der im Sommer 1910 im Schatten war, bildet 1911 Schattenblätter aus, auch wenn er denkbar günstig belichtet wird. Es werden eben die Blätter für das nächste Jahr in den Knospen schon bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium vorgebildet, und offenbar ist in diesem Entwicklungsstadium der anatomische Bau schon ziemlich weitgehend festgelegt.

Was es übrigens für Faktoren sind, welche in diesem Beispiele den Blattbau so weitgehend modifizieren, ist nicht bekannt, in letzter Linie natürlich das Licht, aber die Wirkung ist wohl eine sehr indirekte. Es scheint — nach Beobachtungen von MATTHUSE (238) — daß die ganz jungen Blätter, welche eine reichliche Menge von Assimilaten, d. h. Zucker im wesentlichen, zur Verfügung haben, den Bau der Lichtblätter bekommen, und die Blätter, die in ihren ersten Stadien hungern, den Bau von Schattenblättern.

Wenn wie hier die kritische Periode für die Wirkung eines Außeneinflusses in sehr frühen Entwicklungsstadien liegt und vor allem, wenn wie hier die Wirkung erst $^3/_4$ Jahre später sichtbar wird, kann man leicht auf den Gedanken kommen, daß hier etwas Ähnliches wie eine Vererbung vorliege. Es ist wahrscheinlich, daß manche Fälle von scheinbarer Vererbung von Modifikationen auf derartigen Prozessen beruhen.

Digitized by Google

Vorlesung III

Die Erblichkeit der Modifikationen. — Johannsens „reine Linien". — Versuche von Jennings, Tower u. a. — Nachwirkungen und scheinbare Erblichkeit von Modifikationen.

Als eines der wichtigsten Ergebnisse unserer bisherigen Betrachtung wollen wir den Satz festhalten, den wir schon in der ersten Vorlesung präzisiert haben: „Was vererbt wird und was eine Spezies charakterisiert, ist immer nur eine spezifische Art und Weise auf die Außenbedingungen zu reagieren. Die äußerlich sichtbaren Eigenschaften dagegen werden als solche nicht vererbt. Was wir als äußere Eigenschaften eines Individuums mit unseren Sinnen wahrnehmen, ist immer nur das Resultat seiner Reaktion auf diejenige zufällige Konstellation von Außenbedingungen, unter der es sich gerade entwickelt hat. Und je nach der Bedingungskonstellation, unter der ein Individuum, oder ein Teil eines Individuums erwachsen ist, ist es selbst, oder ist dieser Teil verschieden modifiziert, die einzelnen Individuen einer Art und die einzelnen Organe eines Individuums können also in ganz verschiedenen Modifikationen ausgebildet sein." Dieser Satz soll gewissermaßen als Motto der Betrachtung über die Erblichkeit der Modifikationen vorangestellt werden, mit der wir uns jetzt zu beschäftigen haben. Wir kommen hier auf ein Gebiet, auf dem sehr viel Unheil durch unklare Fragestellungen und durch Arbeiten mit viel zu wenig analysiertem Tatsachenmaterial angerichtet worden ist. Es ist eines der größten Verdienste von JOHANNSEN (189, 192) diese ganze Frage geklärt zu haben.

Ich will hier einmal historisch vorgehen und Ihnen zeigen, wie man vor JOHANNSEN experimentierte und in welcher Weise man seine Schlüsse zog, und ich will dann zeigen, wo die Fehler stecken. Wir wollen einen Versuch besprechen, wie er oft angestellt worden ist. Wir gehen etwa aus von einem Stück Gartenland, das mit einem Bestand, wir wollen einmal sagen einer „Population" von Bohnen einer bestimmten Sorte, etwa mit Prinzeßbohnen bepflanzt ist. Von diesem Lande ernten wir ein großes Quantum Bohnen, etwa 2612 Stück und stellen empirisch die Variationskurve fest. Wir finden z. B. folgende Zahlen:

Gewichte der Bohnen in cg	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90
Zahl der Bohnen mit diesen Gewichten		4	27	65	179	364	587	533	418	260	132	52	24	9	2

Digitized by Google

Es sind also die kleinsten Bohnen zwischen 20 und 25 cg schwer, die größten zwischen 85 und 90 cg. Der Gipfel der Variationskurve fällt auf die Gewichtsklasse 45—50 cg.

Wenn wir nun eine ganz besonders große Bohne X etwa von etwas über **85** cg auswählen und ebenso eine ganz besonders kleine Bohne Y von etwa **20—25** cg und zur Weiterzucht verwenden, so werden wir finden, daß die Bohnen der Bohnenpflanze, die aus der großen Bohne X erwachsen ist, und die Bohnen der Bohnenpflanze, die aus der kleinen Bohne Y erwachsen ist, ganz verschieden groß sind. Die große Bohne X gibt etwa eine Nachkommenschaft, die zwischen **40** und **90** cg variiert mit dem Gipfel der Kurve bei **60—65** cg; die kleine Bohne Y dagegen gibt eine Nachkommenschaft, die zwischen **20** und **65** cg variiert mit dem Gipfel der Kurve bei **45—50** cg. D. h. also: die Nachkommen der großen Bohne sind im Durchschnitt größer als die Nachkommen der kleinen Bohne. Dabei ist aber der Durchschnitt der Nachkommen der großen Bohne kleiner, als die große Bohne X selbst war, und andererseits ist der Durchschnitt der Nachkommen der kleinen Bohne größer als die kleine Bohne Y war. Man bezeichnet diese Erscheinung, daß der Durchschnitt der Nachkommenschaft derartiger extremer Varianten etwas dem Mittel der ursprünglichen Population genähert ist, als GALTONsche Regression.

Aus derartigen Beobachtungen hat man früher nun einen völlig falschen Schluß gezogen. Ich will Ihnen den Schluß hier ganz ausführlich wiederholen: „Die Bohnengröße der Ausgangspopulationen variiert unter dem Einfluß der verschiedenen Außenbedingungen in einer ganz charakteristischen Kurve. Selektion von extremen Varianten ergibt eine Verschiebung des Durchschnittes in der Richtung der ausgewählten Variante. Diese Variationen sind demnach erblich und man kann durch konsequente Selektion großer Bohnen die Durchschnittsgröße der Bohnen einer bestimmten Rasse vergrößern". Dieser Schluß ist aber absolut falsch. Wo der Fehler steckt, hat JOHANNSEN (189) gezeigt. Wir wollen den gleichen Versuch einmal etwas anders anstellen, wir wollen nicht ausgehen von einer Population von Bohnen, sondern wir wollen ausgehen von einer einzigen Bohne. Die daraus erwachsene Bohnenpflanze gibt selbst schon einige hundert Bohnen. (Die Bohnen sind Selbstbefruchter, die Bestäubung erfolgt durch Pollen der gleichen Blüte, Fremdbestäubung, etwa durch Insekten kommt nur ganz ausnahmsweise vor). Wir können diese Bohnen wieder aussäen und so ein großes Quantum Bohnen bekommen, die aber alle Nachkommen einer einzigen Bohne sind. Wenn wir diese Bohnen statistisch untersuchen, ergibt sich ebenfalls eine ganze typische Kurve der Bohnengröße, z. B. etwa eine Kurve wie in Fig. 3 (S. 12). Wenn wir nun aber aus diesen Bohnen eine

Digitized by Google

extrem große auswählen, etwa eine aus der Gewichtsklasse 60—65 cg und ebenso eine extrem kleine etwa aus der Gewichtsklasse 20—25 cg und aus diesen beiden Bohnen Bohnenpflanzen unter den gleichen Bedingungen großziehen, unter denen auch schon die Elternpflanzen erwachsen waren, dann bekommen wir von der Bohnenpflanze aus der großen Bohne eine Bohnenernte, die genau die gleiche Kurve aufweist wie die Bohnenernte der Pflanze, welche aus der kleinen Bohne erzogen wurde. Also wenn wir einen solchen Selektionsversuch ausführen mit Bohnen, die alle Nachkommen einer einzigen Bohne sind, eine **„reine Linie"** darstellen, wie der Fachausdruck lautet, dann hat die Selektion großer oder kleiner Bohnen gar keinen Erfolg, eine Verschiebung der Durchschnittsgröße wird dadurch nicht erzielt, auch dann nicht, wenn derartige Selektionsversuche „auf groß" oder „auf klein" mehrere Generationen hindurch fortgesetzt werden.

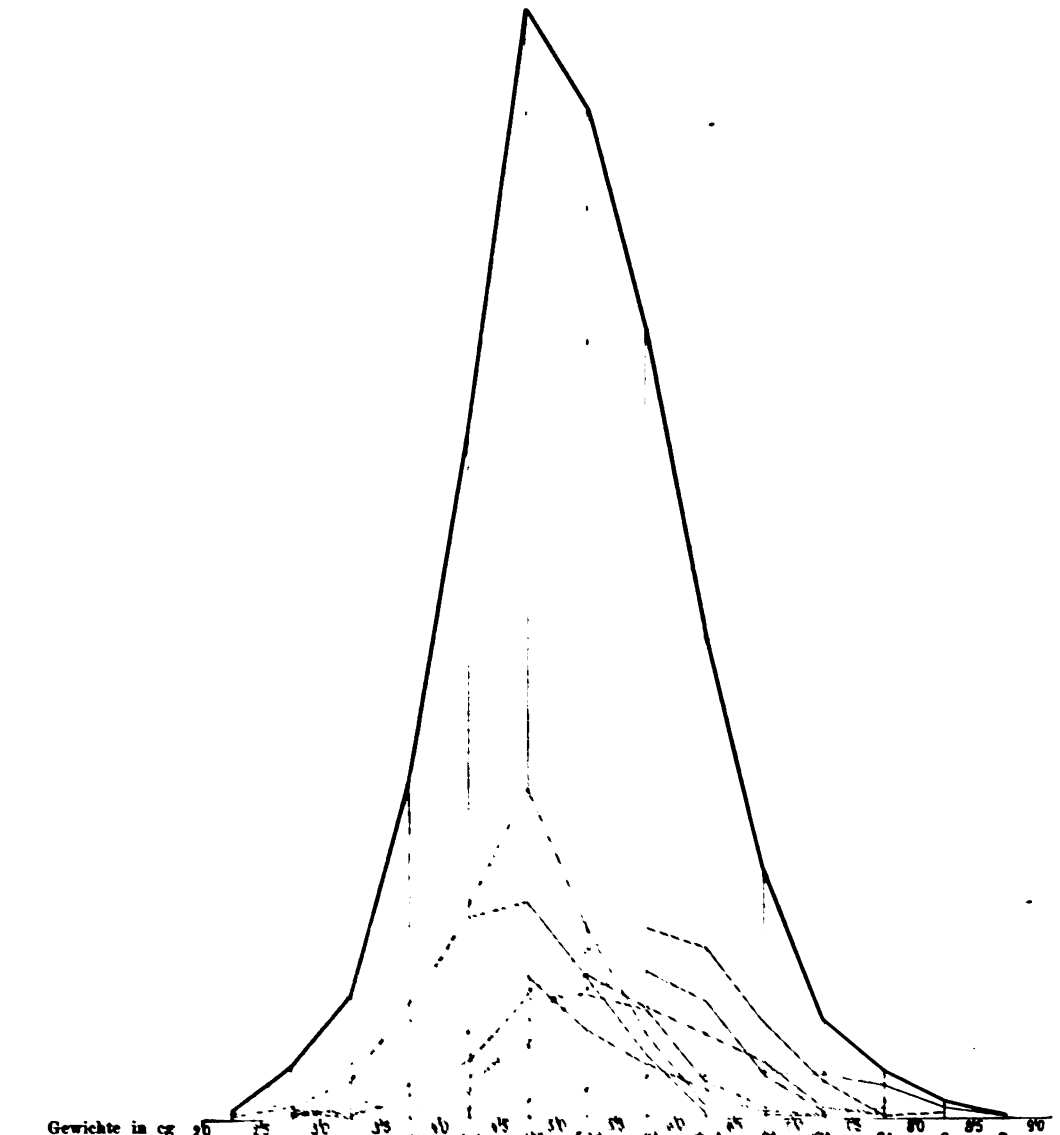
Woher rührt nun die Verschiedenheit der Resultate, je nachdem, ob man mit reinen Linien oder mit einer beliebig vorgefundenen Population operiert?

Woher dies rührt, hat JOHANNSEN (189) gezeigt. Des Rätsels Lösung ist, daß eine scheinbar ganz einheitliche Bohnensorte, etwa die Sorte „braune Prinzeßbohne" in Wirklichkeit nichts Einheitliches ist, sondern nur ein Gemenge von sehr zahlreichen verschiedenen reinen Linien, deren jede eine etwas andere Kurve zeigt.

Wenn wir von einem beliebigen Quantum brauner Prinzeßbohnen, das wir etwa beim Samenhändler gekauft haben, eine Anzahl Bohnen herausgreifen, jede für sich pflanzen und die Bohnen jeder dieser Bohnenpflanze getrennt ernten, so gibt fast jede Pflanze eine Ernte mit einer anderen Kurve, und man erhält so eine große Zahl reiner Linien, deren jede eine für sie charakteristische Kurve aufweist. JOHANNSEN hat eine große Zahl derartiger reiner Linien isoliert und näher untersucht. Die Kurven verschiedener solcher Linien, die alle mit Buchstaben bezeichnet sind — A—K — sind in Fig. 12 (S. 30) abgebildet.

Wir wollen nun einmal folgenden Versuch machen. Wir wollen alle Bohnen dieser verschiedenen Linien, also alle Bohnen der Linie A, alle Bohnen der Linie B usw. durcheinander in einen Sack schütten, also künstlich — „synthetisch" — wieder eine Population herstellen und diese Population statistisch untersuchen. Das Resultat ist in Fig. 12 dargestellt. Diese künstliche Population zeigt ebenfalls eine ganz normale Kurve, aber diese Kurve ist trotzdem in Wirklichkeit eine Summationskurve der Einzelkurven der verschiedenen Linien; anzusehen ist ihr das aber nicht. Was tun wir nun, wenn wir aus dieser Population eine sehr große Bohne, etwa eine Bohne von 85—90 cg auswählen und

Digitized by Google



Linie A ———	—	—	—	2	5	9	14	21	22	24	23	17	6	2
„ B – – – – –	—	1	6	19	32	46	58	100	80	50	19	1	3	—
„ C – · – · – ·	—	—	—	5	14	50	78	58	44	29	5	1	—	—
„ D – · · – · · –	—	5	2	9	21	38	68	77	62	22	3	—	—	—
„ E – – · – – ·	—	4	1	12	29	62	65	57	19	6	—	—	—	—
„ F – – · · – – · ·	—	2	3	21	46	74	46	28	14	1	1	—	—	—
„ G – · · – · · · ·	3	9	28	51	111	174	101	44	6	·	1	5	—	—
„ H – – · – – ·	1	6	20	60	106	114	75	33	3	—	—	—	—	—

Fig. 12.

Digitized by Google

weiter ziehen? Die Antwort gibt ein Blick auf die Fig. 12: Alle Bohnen mit einem Gewicht von 85—90 cg gehören der Linie A an. Wenn wir eine Bohne von diesem Gewicht auswählen, so wählen wir damit auch unbewußt die reine Linie A aus und die Deszendenz der ausgewählten Bohne muß natürlich die Kurve dieser Linie A ergeben!

Das heißt also, wenn die Selektion aus einer Population einen Erfolg hat, eine Verschiebung der Durchschnittsgröße in der Richtung der selektierten Variante ergibt, so rührt dies nur daher, daß wir unbewußt aus der Population, die aus sehr vielen Linien besteht, durch das herausgegriffene Individuum eine **Linie** ausgewählt haben, deren Durchschnittsgröße und Kurvenform von der Durchschnittsgröße und Kurvenform der Ausgangspopulation ja sehr verschieden sein kann. Haben wir aber erst einmal eine reine Linie isoliert, dann hat eine weitere Selektion keinen Erfolg mehr.

Also der Schluß, daß die Selektion von Modifikationen einen Erfolg habe, und weiterhin, daß diese Modifikationen erblich seien, ist falsch.

Man hat eben vor den grundlegenden Versuchen JOHANNSENS nicht genügend beachtet, wie ungemein kompliziert auch noch die „Unterarten" und „Rassen" zusammengesetzt sind. Daß unsere „Spezies" nur Sammelnamen sind für eine große Zahl von Elementararten, das wußten wir schon seit JORDANS (193) Untersuchungen über *Draba verna*, das Hungerblümchen, von dem sich hunderte von deutlich verschiedenen Rassen unterscheiden lassen. Man hat aber noch nicht gewußt, daß diese kleinsten „Elementararten" selber noch zusammengesetzt sind aus noch kleineren Einheiten, die morphologisch nicht ohne weiteres unterscheidbar sind, die aber trotzdem ihre Unterschiede vererben. Heute wissen wir, daß eine LINNÉsche Spezies, wie z. B. *Phaseolus vulgaris*, die Buschbohne zunächst einmal nur ein Sammelname ist für einige Hundert auch ohne näheres Studium morphologisch leicht unterscheidbare Rassen, welche die Gärtner ja schon unterscheiden und mit eigenen Namen wie Prinzeßbohne, Wachsschwert, schwarze Neger usw. bezeichnen. Wir wissen aber ferner jetzt, daß diese Rassen selber noch zusammengesetzt sind aus einer sehr großen Anzahl einzelner Linien.

Diese Zusammensetzung einer Rasse aus Linien konnte freilich erst durch sorgfältige Vererbungsversuche erkannt werden, weil die äußeren sichtbaren Eigenschaften der verschiedenen Linien einer Rasse „transgredierend fluctuieren". Was man darunter versteht, ist an der Hand der Fig. 12 leicht auseinanderzusetzen. Charakteristisch für die dort dargestellte Linie A ist es, daß unter bestimmten Kulturbedingungen ihre kleinsten Bohnen etwa 35—40 cg, ihre größten etwa

Digitized by Google

85—90 cg schwer sind, und daß das mittlere Gewicht der Bohnen etwa 60—75 cg beträgt. Für die Linie H dagegen ist charakteristisch, daß bei ihr unter diesen gleichen Kulturbedingungen die kleinsten Bohnen 20—25 cg, die größten 60—65 cg schwer sind, während das Durchschnittsgewicht 40—50 cg beträgt. Die beiden Modifikationskurven greifen also übereinander, „transgredieren". Die Folge ist natürlich, daß, wenn Bohnen dieser beiden Linien durcheinandergeschüttet worden sind, man sie nicht auseinanderkennen kann! Bohnen von 35 cg bis 65 cg können ebenso gut Individuen der Linie H als wie Individuen der Linie A sein. Ansehen kann man ihnen dies nicht, das kann erst durch Vererbungsversuche festgestellt werden.

Was hier für die Bohnengröße demonstriert ist, gilt ebenso gut auch für andere äußerlich sichtbare Merkmale, z. B. gibt es von den früher schon genannten Primeln *Primula sinensis* eine Menge mehr oder weniger dunkel rot gefärbter Rassen. Bei jeder Rasse wird die rote Färbung stark modifiziert durch Außeneinflüsse. Ein blaßrot blühendes Individuum von einer bestimmten Intensität der Färbung, das wir aus einem großen Beet herausgreifen, kann also ebenso gut ein durch eine bestimmte Bedingungskonstellation dunkel modifiziertes Individuum einer sonst im Mittel viel heller blühenden Linie sein wie ein hell modifiziertes einer im Durchschnitt dunkleren Linie. Also nicht bloß Gewichte, sondern überhaupt fast alle Außenmerkmale der kleinsten elementaren systematarischen Einheiten sind transgredierend modifizierbar. Das müssen wir stets im Auge behalten.

Ganz ähnliche Versuche wie die eben geschilderten mit Pflanzen sind in mustergültiger Weise in jüngster Zeit auch mit niederen Tieren aufgeführt worden, so von JENNINGS, TOWER, WOLTERECK u. a. Hier sei nur kurz auf die Versuche von JENNINGS eingegangen. Er arbeitete mit *Paramaecium* (Infusorien), das in jedem schmutzigen Wasser in großer Menge vorkommt und auch in kleinen Glasgefäßen leicht zu kultivieren ist. Er konnte zeigen, daß es auch hier möglich ist, aus einer Population eine einheitliche reine Linie zu isolieren, indem man ein einzelnes Individuum herausgreift und dieses sich ungeschlechtlich vermehren läßt. Auch in solchen reinen Linien finden sich starke individuelle Verschiedenheiten, in der Größe z. B., ganz analog wie in reinen Linien von Bohnen. Die Selektion von großen oder kleinen Individuen aus einer solchen einheitlichen reinen Linie erweist sich auch hier als erfolglos, die Modifikationen sind auch hier nicht erblich.

Die Selektion aus einer Population dagegen hat den gleichen Erfolg wie ein entsprechender Versuch mit Bohnen etwa. Es wird eben auch hier unbeabsichtigt immer mit der Selektion aus einer Population heraus eine Linientrennung und Isolierung durchgeführt.

Digitized by Google

Ganz instruktiv sind auch lange durchgeführte Selektionsversuche mit dem Kolorado-Käfer, *Leptinotarsa decemlineata* (Taf. VI, Fig. 6),

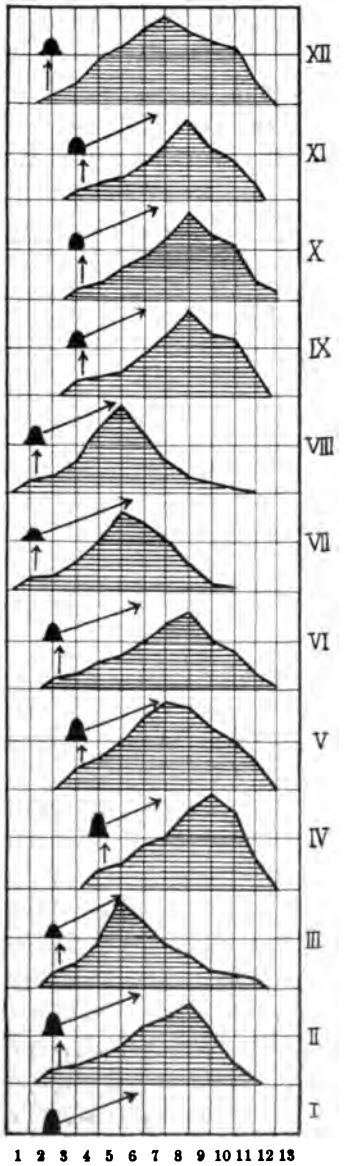


Fig. 13 (nach TOWER).

Fig. 13. Selektionsversuch mit Modifikationen des Kolorado-Käfers (*Leptinotarsa decemlineata*) nach TOWER. Es wurde versucht, die Größe der beiden mittleren schwarzen Flecken auf dem Pronotum, die stark modifizierbar ist, durch Selektion von Tieren mit extrem großen Flecken zu steigern. Je nach der Größe der Flecken wurden die Tiere in 13 Farbenklassen eingeteilt. Ein Pärchen aus der Farbenklasse 3 gab eine Nachkommengeneration II, die eine ganz typische Modifikationskurve der Fleckengröße zeigte. Aus dieser Generation wurde wieder ein Pärchen der Farbenklasse 3 ausgewählt und so ergab sich eine Generation III usw. Auch eine bis zur XII. Generation durchgeführte Selektion großfleckiger Pärchen gab keine Änderung der durchschnittlichen Fleckengröße.

die TOWER (368) in großer Zahl angestellt hat. Die Farbe dieser Käfer ist ziemlich weitgehend modifizierbar und wenn man eine große Zucht von Käfern untersucht, zeigt die Färbung das übliche Bild, wenige Käfer

Digitized by Google

sind extrem dunkel oder extrem hell modifiziert, die große Mehrzahl zeigt mittlere Färbungsintensität. Und wenn man ungefähr 15 verschiedene Färbungsklassen unterscheidet, wobei die ganz dunkeln Käfer die Klasse 1, die ganz hellen die Klasse 15 repräsentieren, dann findet man, daß Klasse 1 und 13 nur durch vereinzelte Tiere repräsentiert werden, 2 und 4 schon durch mehr und so fort ansteigend in der Wahrscheinlichkeitskurve bis zu der Klasse 7, die den Gipfel der Kurve bildet. Wählt man nun aus einer solchen Zucht ein ganz dunkel modifiziertes Pärchen, etwa aus Klasse 3, so zeigt seine Nachkommenschaft genau wieder die gleiche Kurve wie die Ausgangsgeneration und man kann, wie Fig. 13 zeigt, einen solchen Versuch 12 Generationen hindurch fortsetzen, ohne daß die Selektion der Modifikationen den Charakter der Sippe ändern würde.

Mit den Endergebnissen aller dieser Versuche von JOHANNSEN, NILSSON-EHLE (263, 265), und zahlreichen anderen Botanikern, von JENNINGS, TOWER, PEARL (271) stehen nun scheinbar die Versuche von anderen Zoologen und Botanikern im Widerspruch. Versuche nämlich, die zu beweisen scheinen, daß derartige Modifikationen doch vererbt werden.

Fälle, die zuerst wohl wie eine Vererbung einer Modifikation aussehen, wird jeder beobachten können, der mit irgend einem Objekt selber solche Versuche beginnt. Auch bei Bohnen kann man derartiges finden. Wenn man z. B. aus einer reinen Linie eine ganz extrem große wohlgenährte Bohne und andererseits eine ganz extrem kleine halb verhungerte auswählt und die daraus erwachsenen Bohnenpflanzen unter gleichen Existenzbedingungen groß zieht, dann wird man finden, daß aus der großen Bohne eine kräftigere Pflanze hervorgeht und aus der kleinen Bohne eine schwächere. Der Unterschied zwischen den beiden Pflanzen gleicht sich nur langsam oder auch gar nicht aus und auch noch an den Samen, also an der nächsten Generation, wird der Unterschied erkennbar sein. Die Pflanze aus der großen Bohne wird im Durchschnitt etwas größere Bohnen tragen als die Pflanze aus der kleinen Bohne. Setzt man den Versuch noch eine Generation weiter fort, dann wird freilich kein Unterschied mehr zwischen den beiden Reihen von Versuchspflanzen erkennbar sein. Also eine Generation weit scheint aber doch die Modifikation vererbt zu sein! Der Schluß ist aber nicht zulässig, nicht die Modifikation ist vererbt worden, sondern die Pflanze aus der kleinen Bohne ist als Keimpflanze wegen der geringen Menge ihrer von der Mutter her erhaltenen Reservestoffe

Digitized by Google

selber sehr schlecht ernährt worden und hat sich also unter schlechteren Existenzbedingungen entwickelt als die Pflanze aus der großen Bohne, und nicht unter den gleichen, wie angenommen war. Im Grunde genommen wirken also die gleichen Bedingungen, welche die Mutterbohne nach Kleinheit hin modifiziert haben, auch noch auf ihre Nachkommenschaft ein. Das ist aber natürlich keine Vererbung.

Daß in dieser oder analoger Weise die Außenbedingungen, die ein Individuum modifiziert haben, auch nun noch mehr oder weniger indirekt die nächste Generation modifizieren, darf uns nicht verwundern, mit einer Vererbung hat dies nichts zu tun.

Vor allen Dingen bei sehr vielen Tieren scheint eine derartige Nachwirkung von Modifizierungen auf die nächste Generation sehr häufig vorzukommen und vielfach ist sie sehr augenfällig. Das hängt wohl damit zusammen, daß zunächst bei allen lebend gebärenden Tieren die Embryonen einen ganz wesentlichen Teil ihrer Entwicklung und gerade den, in welchem sie ganz besonders stark modifizierbar sind, im Mutterleibe durchlaufen. Ferner aber sind auch ganz offenbar bei den meisten nicht lebend gebärenden Tieren, die Eier zur Zeit der Eiablage quasi „vorgreifend" sehr viel weiter entwickelt, als etwa eine Eizelle der höheren Pflanzen zur Zeit der Befruchtung. Ein tierisches Ei hat vor der Befruchtung schon eine ganze Anzahl von Entwicklungsprozessen eingeleitet, es sind bestimmte „organbildende Substanzen" (RABL) (293), „organbildende Bezirke" im Eiplasma ausgebildet. Also auch wenn die Eier als solche abgelegt werden, und wenn die Embryonalentwicklung außerhalb des Muttertieres verläuft, so ist doch zum mindesten die ganze, bei den meisten Tieren sehr beträchtliche und für die spätere Embryoentwicklung sehr wichtige Reifung und Ausgestaltung des hochorganisierten Eies noch in der Mutter vor sich gegangen, und also unter Umständen auch unter den die Mutter modifizierenden extremen Außenbedingungen. Daß Außenbedingungen, welche die Mutter modifizieren, auch die Kinder noch etwas beeinflussen, ist in solchen Fällen durchaus verständlich.

In dieser Weise sind wohl z. B. die Beobachtungen zu verstehen, die SUMNER (359) bei Modifikationsversuchen mit Mäusen gemacht hat.

Wie schon früher erwähnt, wird die Schwanzlänge der Mäuse unter anderen durch die Außentemperatur beeinflußt. SUMNER fand nun folgendes: Wurde eine große Anzahl Mäuse unter durchschnittlich 21° C und eine Anzahl anderer im übrigen gleichartiger Tiere unter durchschnittlich 5° C groß gezogen, so hatten die Wärmemäuse, abgesehen von anderen Unterschieden z. B. auch einen etwas (im Maximum bis zu 30%) längeren Schwanz als die Kältemäuse.

Digitized by Google

Weiterhin wurden nun die Nachkommen der Kältemäuse und der Wärmemäuse untereinander völlig gleichen Außenbedingungen gezogen und es zeigte sich, daß trotzdem die Nachkommen der Wärmemäuse einen im Durchschnitt etwas längeren Schwanz hatten als die unter den gleichen Bedingungen aufgezogenen Nachkommen der Kältemäuse.

Die trächtigen Weibchen der Wärmemäuse sowohl wie der Kältemäuse wurden dabei warm bezw. kalt gehalten bis wenige Tage vor der Geburt der nächsten Generation. Es hat also diese Generation im Mutterleibe, während ihrer Embryonalentwicklung selber noch unter den Bedingungen gestanden, welche die Elterngeneration modifiziert haben.

Man könnte nun vielleicht den Einwand machen, daß von einer direkten Modifikation der im Uterus befindlichen nächsten Generation durch die Temperatur, der die Muttertiere ausgesetzt waren, gar keine Rede sein kann, weil die Mäuse eine von der Außentemperatur unabhängige Eigenwärme haben. Der Einwand ist nicht stichhaltig, denn „direkt" kann die Temperatur die Länge eines tierischen Organs sicher nicht beeinflussen, da liegt vielmehr überall eine lange Kette von Reaktionen dazwischen. Daß auch die Modifikation der Schwanzlänge und die übrigen Modifikationen, welche die Temperatur auslöst, nicht direkt verursacht werden, muß man schon daraus entnehmen, daß überhaupt eine Modifikation der ersten Generation erfolgt, denn diese Tiere haben ja auch ihre selbstregulierte konstante Temperatur, und trotzdem werden sie modifiziert. Wenn also die Wirkung der Temperatur auf die Länge eines Organs sicher nur auf ganz indirektem Wege erfolgt, dann kann natürlich die Endwirkung auf die im Uterus liegenden Embryonen eine ganz analoge sein, wie auf die scheinbar direkt modifizierten Elterntiere [1]).

Genau die gleiche Sachlage haben wir auch bei einer Reihe von anderen ähnlichen Fällen von scheinbarer Vererbung von Modifikationen, z. B. bei den Farbenmodifikationen von Schmetterlingen, welche im Puppenstadium hohen oder niederen Temperaturen ausgesetzt waren, und wo auch vielfach die nächste — selber im Puppenstadium nicht mehr unter extremen Temperaturbedingungen gezogene — Generation noch eine Nachwirkung der Bedingungen zeigt, welche auf die Eltern

[1]) Wie man sich diese indirekte Wirkung vorstellen muß, wissen wir nicht. Z. B. könnte die Sache ja so liegen, daß hohe Außentemperatur einen geringen Verbrauch von Nahrung für die Erzeugung von Eigenwärme bedinge, und daß deshalb mehr Nahrung für das Wachstum bestimmter Organe übrig bliebe. Und ein solches Plus an Nahrung käme natürlich auch den im Uterus befindlichen Föten zugute. Selbsverständlich soll dieses Beispiel nur dazu dienen, die Sache einigermaßen vorstellbar zu machen, in Wirklichkeit wird die Reaktionskette eine sehr viel kompliziertere sein.

Digitized by Google

eingewirkt haben. Hierher gehören wohl auch die von WOLTRECK (424) beobachteten Nachwirkungen von Modifikationen der Kopfform bei *Daphniden*. Sehr weitgehende Nachwirkungen hat in einer großen Zahl von Versuchen der Wiener Zoologe KAMMERER (195—196) feststellen können. KAMMERER änderte bei seinen Versuchstieren bestimmte Instinkte und Gewohnheiten und fand, daß die Nachkommen derartiger Eltern ebenfalls in analoger Weise modifiziert waren, ohne daß die Versuchsbedingungen fortgedauert hatten.

Sehr instruktiv sind besonders seine Versuche mit der Geburtshelferkröte *Alytes obstetricans*. Die Geburtshelferkröte legt normalerweise ihren Laich auf dem Lande ab, während die Mehrzahl der verwandten Arten im Wasser laicht. Ferner ist bei ihr die Zahl der abgelegten Eier klein — 18—83, gegen mehrere Hundert bei anderen Krötenarten — und ihre Eier sind sehr groß und dotterreich. Die Männchen wickeln sich die Eierschnüre um die Hinterbeine und tragen sie hier mit sich herum, bis die Larven reif zum Ausschlüpfen sind. Dann suchen die Männchen das Wasser auf und hier platzen die Eihüllen. Die Larven sind zur Zeit des Ausschlüpfens wesentlich weiter entwickelt, als die Larven von anderen Froschlurchen, haben schon die inneren Kiemen, während die Larven der anderen Froschlurchen ohne Kiemen ausschlüpfen, dann erst äußere und später innere Kiemen bekommen.

Dieser komplizierte Instinkt der Brutpflege der Geburtshelferkröte ist nun durch Außenbedingungen sehr stark modifizierbar. Wenn man z. B. geschlechtsreife Tiere in warmen Terrarien von 25—30° C, die ein Wasserbecken enthalten, kultiviert, dann halten sie sich meist im Wasser auf, hier erfolgt die Begattung und auch die Eiablage. Die Gallerthüllen quellen infolgedessen stark auf und die Männchen können deswegen sich die Eischnüre nicht um die Beine wickeln, die Eier bleiben von vornherein im Wasser liegen. Trotzdem gelangt wenigstens ein Teil der Eier zur Entwicklung.

Man kann die Kröten nun lange Zeit unter diesen Bedingungen kultivieren, und beobachtet, daß dann die Instinktänderung noch deutlicher wird. Die Modifizierung wird aber auch in anderer Weise augenfällig, die Zahl der Eier wird größer, der Dottergehalt der einzelnen Eier dagegen kleiner und die Larven schlüpfen in ganz jungen Stadien noch mit den äußeren Kiemen aus.

Dies alles ist durchaus nichts Unerwartetes. Das Merkwürdige an den Versuchen KAMMERERS ist aber, daß die Geburtshelferkröten, welche von derartigen modifizierten Eltern abstammen, ebenfalls eine deutliche Instinktveränderung zeigen, auch wenn sie selber wieder unter normalen Temperaturverhältnissen kultiviert werden. Also Kröten, die aus den im Wasser abgesetzten Eiern der Wärmekröten hervorgegangen

Digitized by Google

sind, legen ihre Eier im Wasser ab, auch wenn sie selber wieder unter normalen Temperaturverhältnissen leben, unter denen sonst die Geburtshelferkröten die Eier auf dem Lande ablegen und eine regelrechte Brutpflege ausüben. Das sieht natürlich sehr nach einer Vererbung aus und wird auch vielfach z. B. von KAMMERER selbst so gedeutet. Bewiesen ist aber auch hier eine Vererbung nicht, denn auch hier haben ja die Bedingungen, welche die Muttertiere modifiziert haben, auch noch auf die nächste Generation eingewirkt. Diese Tiere haben ja selbst noch unter ganz anderen Bedingungen ihre erste Entwicklung durchlaufen als normale Vergleichstiere, sie haben sich im Eistadium unter abnorm hohen Temperaturen befunden, sind als Larven mit äußeren Kiemen ins Wasser abgesetzt worden usw.

Vererbbare konstante Merkmale einer bestimmten Sippe von Geburtshelferkröten sind eben nicht eine gewisse Eigröße, eine gewisse Ausbildung des Brutpflegeinstinktes usw., sondern vererbbares konstantes Merkmal ist eine bestimmt begrenzte Modifizierbarkeit der Eigröße, des Instinktes usw.

Die neu angenommenen, „neu erworbenen Eigenschaften" der KAMMERERschen Versuchstiere sind Modifikationen genau wie die Modifikationen der Blütenfarbe der Primeln, und wie die Modifikationen der Wuchsform des Löwenzahns, von denen wir in Vorlesung I gehört haben.

Darin, daß sie uns zeigen, wie weitgehend modifizierbar eben doch auch die Außeneigenschaften höherer Tiere noch sind, nur darin liegt der Wert der schönen Versuche mit *Alytes* und der analogen mit *Salamandra*. Eine Vererbung von Modifikationen oder, wie man mit einem etwas unklaren Terminus vielfach sagt, eine Vererbung von „erworbenen Eigenschaften" beweisen sie nicht.

Ich bin absichtlich auf diese durchweg sorgfältigen Versuche, die eine Vererbung von Modifikationen zu beweisen scheinen, etwas näher eingegangen, denn der einwandsfreie Nachweis, daß — wenn auch nur in einzelnen Organismengruppen — ein Modus bestünde für die Vererbung von Modifikationen, wäre von der größten theoretischen Bedeutung.

Sehr auffällig sollen nach einer heute ganz allgemein verbreiteten Anschauung derartige Nachwirkungen auch beim Menschen sein. Alkoholismus z. B., d. h. eine chronische Alkoholvergiftung der Eltern soll sehr stark die Beschaffenheit der Kinder beeinflussen. Eine solche Nachwirkung wäre ja nicht unerwartet, aber trotzdem scheint mir ein sicherer Beweis, daß die Nachwirkung des Alkoholismus der Eltern auf die Kinder so sehr groß sei, nicht erbracht. Man vergißt eben sehr häufig, daß Alkoholismus selber schon auf einer „ererbten

Digitized by Google

psychischen Minderwertigkeit" basiert, und derartige Eltern vererben dann natürlich diese Minderwertigkeit auch weiter. Das ist aber natürlich keine „Nachwirkung einer Modifikation" und noch weniger natürlich eine Vererbung einer „erworbenen Eigenschaft". Ferner rührt die Minderwertigkeit der Nachkommen von Potatoren häufig daher, daß eben wegen der Trunksucht der Eltern die Kinder unter sehr schlechten hygienischen und sozialen Verhältnissen sich entwickelt haben.

Nur um eine Pseudovererbung handelt es sich auch, wenn von einem Muttertier die Immunität gegen bestimmte Toxine auch auf die Kinder übergeht. So fand z. B. EHRLICH (128), daß man Mäuse durch allmähliche Gewöhnung an immer größere Dosen gegen Ricin sehr weitgehend immunisieren kann, das sonst in sehr kleinen Dosen schon rasch tödlich wirkt. Diese Immunität wird nun nach EHRLICHS Versuchen auch von der Mutter auf ihre Kinder übertragen. Kinder einer immunen Mutter und eines nicht immunen Vaters sind immun, umgekehrt aber, Kinder einer nicht immunen Mutter und eines immunen Vaters sind nicht immun. Also die Übertragung erfolgt nur durch die Mutter. Offenbar beruht hier die „Vererbung" der Immunität einfach darauf, daß die Kinder von der Mutter her einen gewissen Vorrat von Antitoxinen mitbekommen. Diese Immunität ist auch nur von beschränkter Dauer. Von einer Vererbung, so wie wir den Begriff definieren, ist eine derartige Antitoxin-Übertragung ganz prinzipiell verschieden.

Ebenso wenig einwandsfrei wie die eben besprochenen tierischen Beispiele sind auch alle Versuche mit Pflanzen, welche für eine „Vererbung erworbener Eigenschaften" zu sprechen scheinen.

Daß in solchen Versuchen schon das Ausgangsmaterial ein Gemenge von sehr verschiedenen Rassen war, ist in sehr vielen Fällen die Ursache von Fehlschlüssen gewesen. Wie ungenau und wie wenig beweisend nach unserer heutigen Erkenntnis viele solche ältere Versuche sind, die noch immer wieder z. B. von SEMON (308, 311) als Beweise für die Vererbung von Modifikationen angeführt werden, sei hier an einem Beispiele gezeigt. Von SCHÜBELER (306, 307) wird angegeben, daß Weizenrassen, die in Deutschland eine ungefähre Reifezeit von 100 Tagen (Keimung — Samenreife) zeigen, bei Kultur in Norwegen rasch eine kürzere Reifezeit bekommen und diese dann auch beibehalten, wenn man sie nach Deutschland zurückbringt. Z. B. reifte eine Weizenrasse in Deutschland in 100 Tagen, in Christiania in etwa 75 Tagen, und wenn man Samen der einige Generationen in Norwegen gebauten Rasse dann nach Deutschland zurückbrachte, reiften die daraus erwachsenen Pflanzen auch in Deutschland schon in 80 Tagen. Die Versuche sind mangelhaft in vieler Hinsicht, wie besonders WILLE (415) gezeigt hat, aber vor allem hat SCHÜBELER nicht mit reinem Material

Digitized by Google

gearbeitet. Es ist leicht, aus einer gewöhnlichen Landweizensorte, die eine durchschnittliche Reifezeit von etwa 100 Tagen hat, eine ganze Anzahl von verschiedenen „Linien" zu isolieren, die sehr ungleiche Reifezeit haben. Die ganze Veränderung der Reifezeit in den SCHÜBELERschen Versuchen könnte also einfach auf einer unbeabsichtigten Selektion von raschreifenden Sippen aus dem ursprünglichen Gemische, der „Population", beruht haben. Irgend welchen Wert hätten derartige Versuche nur, wenn sie mit wirklich reinem einheitlichen Ausgangsmaterial angestellt würden.

Sehr viele Angaben über Vererbung von Modifikationen beziehen sich auf Mikroorganismen, speziell Bakterien, blaugrüne Algen und Protozoen (Literatur bei PRINGSHEIM (281a).

Wirklich einwandsfrei sind aber nur ganz vereinzelte Versuche ausgeführt worden, und diese haben auch hier keine Vererbung der Modifikationen ergeben. Z. B. hat WOLF (422) in sehr umfassenden Versuchen mit *Bacillus prodigiosus*, der roten Bakterie, welche die „blutenden Hostien", das blutende Brot usw. verursacht, gefunden, daß allerhand Färbungsänderungen, welche durch die Temperatur und durch Einwirkung von Chemikalien verursacht werden, sich nicht vererben. Wenn man eine einheitliche von einem Individuum abstammende Sippe von *Bac. prodigiosus* bei etwa 37° kultiviert, so wird die Kultur rein weiß. Man kann viele Generationen hindurch eine solche Sippe bei 37° kultivieren, sie bleibt weiß, aber wenn man dann davon abimpft und die Sippe bei 25° weiterzieht, tritt die rote Farbe wieder auf.

Bei Versuchen, die eine Vererbung von Modifikationen zu beweisen scheinen, ist meistens schon aus den Angaben der Autoren ohne weiteres zu ersehen, daß Fehler in der Versuchanordnung oder in der Schlußfolgerung gemacht worden sind.

Z. B. haben ENGELMANN (131) und GAIDUKOW (141) blaugrüne Algen (*Oscillaria*-Arten) in grünem oder blauem oder rotem Lichte kultiviert und haben gefunden, daß die Oscillarien bald eine dem verwendeten Lichte ungefähr komplementäre Farbe annehmen und diese dann auch beibehalten, wenn sie in weißem Lichte weiter kultiviert werden. Diese Versuche sind nun aber zunächst nicht mit reinem und einheitlichem Material ausgeführt, es gibt eine Menge *Oscillaria*-Rassen, die sehr verschiedene Färbungen haben und die durcheinander wachsen. Vielleicht hat also nur eine Auslese schon von vornherein vorhandener Rassen stattgefunden in der Weise, daß im farbigen Lichte nur die ungefähr komplementär gefärbten Rassen am Leben geblieben sind. Ferner aber sind die im farbigen Lichte veränderten Oscillarien hinterher nur kurze Zeit im weißen Lichte beobachtet worden.

Digitized by Google

Man müßte diese Versuche in der Weise wiederholen, daß man von einem *Oscillaria*-Faden ausgeht und Nachkommen des einen Fadens in verschiedenfarbigem Lichte kultiviert. Treten dann Modifikationen der Färbung auf, dann müssen wiederum einzelne Zellfäden mit der veränderten Färbung herausgenommen, in weißem Lichte weiterkultiviert und zu lebhaftem Wachstum und zur Vermehrung gebracht werden. Wenn bei dieser Versuchsanstellung die Färbungsänderung eintritt und auch im weißen Lichte längere Zeit bestehen bleibt, könnte man an eine „Vererbung" denken, aber auch dann blieben noch andere Deutungsmöglichkeiten übrig. Es wäre dringend erwünscht, daß solche Vererbungsversuche mit Oscillarien in einwandfreier Weise durchgeführt würden.

Auch bei Protozoen hat man vielfach Beobachtungen gemacht, die als Vererbung von Modifikationen gedeutet werden. Man hat z. B. gefunden, daß in mit Chinin behandelten Menschen Rassen von Malaria-Plasmodien entstehen, welche besonders widerstandsfähig gegen Chinin sind. Auch hier liegt es natürlich viel näher, anzunehmen, daß die einzelnen Rassen von Malaria-Plasmodien ungleich widerstandsfähig gegen Chinin sind und daß durch die Chininbehandlung eines mit Malaria infizierten Menschen nun einfach eine schon vorher existierende sehr widerstandsfähige Rasse reingezüchtet wird.

Eine Menge von Angaben gibt es ferner, die besagen, daß Rassen von Pilzen und Bakterien sich an bestimmte Gifte gewöhnen und ihre Widerstandsfähigkeit dann auch auf ihre Nachkommen vererben können. Auch hier ist in allen Fällen, wo eine Vererbung vorzuliegen scheint, nirgends mit wirklich reinem Ausgangsmaterial gearbeitet worden, es kann sich immer um eine Selektion von schon existierenden Sippen gehandelt haben, die eine Vererbung von Modifikationen vortäuscht wie in dem früher S. 27 besprochenen Selektionsversuch mit einer Bohnen-Population. Auch hier liegt ein aussichtsreiches Gebiet für exakte experimentelle Arbeit (Literatur bei PULST (287).

So ist es z. B. eine bekannte Erscheinung, daß manche Schimmelpilze sich an stark konzentrierte Salzlösungen gewöhnen können (PULST, v. MAYENBURG (239) u. a.) Man kann z. B. den gewöhnlichen Pinselschimmel *(Penicillium glaucum)* dazu bringen, daß er auf einer 20% Kochsalzlösung, die natürlich nebenbei auch noch die nötigen Nährstoffe enthalten muß, ganz gut wächst. Bringt man *Penicillium* ganz unvermittelt aus einer nur Spuren Kochsalz enthaltenden Nährlösung in eine stark konzentrierte, so wird es dadurch stark geschädigt, unter Umständen sogar getötet. Steigert man aber den Salzgehalt der Nährlösung allmählig, dann erfolgt die Gewöhnung. Nun sind aber auch Sporen von einem *Penicillium*, das an Kochsalz gewöhnt war,

Digitized by Google

noch resistent gegen Kochsalz, sie keimen in einer 20% Kochsalzlösung gut aus, was gewöhnliche *Pencillium*-Sporen nicht tun. Es wird also danach anscheinend die erworbene Resistenz gegen Kochsalz vererbt. Hier beruht aber die Gewöhnung sehr wahrscheinlich darauf, daß die erhöhte Konzentration des Salzes in der Nährlösung den Pilz veranlaßt, eine „größere Menge osmotischer Substanz zu erzeugen und zwar so, daß die Zelle das Übergewicht behält" (DETTO (112). Ferner aber ist es sehr wahrscheinlich, um mit demselben Autor zu sprechen, „daß dieselbe Regulation auch von den jungen Sporangien ausgeführt wird, und auch diese Sporen dadurch eine gleichartige Anreicherung mit solchen Substanzen erfahren. Es ist deshalb keineswegs auffallend, wenn die Sporen solcher Pilzrassen, die bereits unter höheren Konzentrationen gelebt haben, bei weiter gesteigerter Konzentration besser keimen als andere aus normaler Nährlösung." — Danach läge natürlich auch hier keine „Vererbung" vor, sondern nur ein Prozeß, der etwa der Übermittelung von Antitoxinen von der Mutter auf die Kinder analog wäre.

Diese erworbene Resistenz dauert dementsprechend auch nur eine gewissse Zeit, geht nach den Versuchen von PULST (287) ungefähr innerhalb der gleichen Zeit verloren, innerhalb deren sie erworben worden ist.

Um analoge Erscheinungen handelt es sich auch sehr wahrscheinlich bei manchen „Gewöhnungen" vieler pathogener Bakterien an bestimmte Tierarten, ferner z. B. bei den vielgenannten Virulenzänderungen die übrigens dringend einer genauen Nachprüfung von der vererbungswissenschaftlichen Seite her bedürfen. — Ganz instruktiv sind in der Hinsicht Versuche dieser Art, die mit den Knöllchenbakterien der Leguminosen häufig angestellt worden sind. (Literatur z. B. in LAFARS Handbuch der technischen Mykologie.) Es ist Ihnen wohl bekannt, daß alle Leguminosen, Erbsen, Bohnen, Klee usw. an ihren Wurzeln kleine Knöllchen haben, in denen als Symbionten stickstoffassimilierende[1]) Bakterien leben. Wenn man nun versucht, Bakterien aus einer Bohnenpflanze in junge bakterienfreie Erbsenpflanzen zu übertragen, so findet man, daß sie zunächst nur recht schlecht gedeihen. Überträgt man dann aber diese in einer Erbsenpflanze lebenden Bohnenbakterien wieder auf eine junge Erbsenpflanze, dann gedeihen sie darin ungefähr ebenso gut wie Bakterien, die von vornherein aus Erbsenpflanzen stammen. Die Bohnenbakterien gewöhnen sich also wahrscheinlich an die Bedingungen in der Erbsenpflanze in ganz analoger

[1]) Die höheren Pflanzen können Stickstoff nur in Form von Salpeter, Ammoniak usw. aufnehmen, aber nicht in Form von elementarem Stickstoff. Der ganze große N-Vorrat der Luft ist für sie also nicht verwendbar. Manche Bakterien dagegen können diesen freien Stickstoff aufnehmen und verarbeiten.

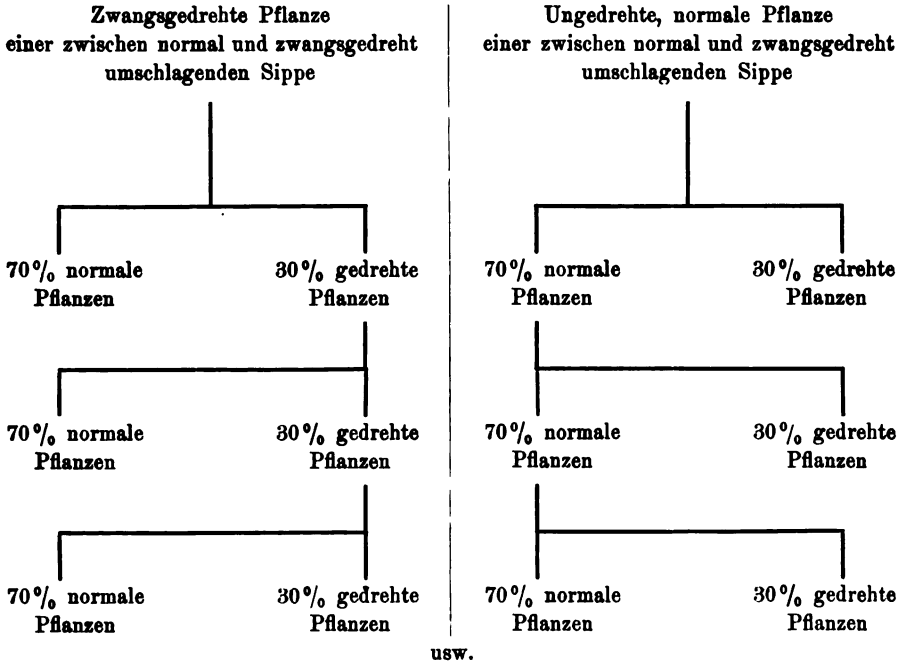
Digitized by Google

Weise, wie in dem eben besprochenen Versuche das *Penicillium* sich an die Salzlösung gewöhnt hatte. Man kann natürlich entsprechend auch die an Erbsen gewöhnten Bakterien wieder zurück an die Bohnen gewöhnen. Von einer wirklichen Vererbung einer erworbenen Eigenschaft in dem Sinne, wie wir das Wort Vererbung gebrauchen, ist bei allem dem keine Rede.

Auch die Spezialisierung gewisser Rostpilze für bestimmte Wirtspflanzen, über die besonders KLEBAHN (201) wichtige Untersuchungen angestellt hat, dürfte wohl in dieser Weise zu verstehen sein.

Ebenso wenig wie die sonstigen Modifikationen vererbt werden, ebenso wenig ist dies auch der Fall für die Modifikationen der „umschlagenden Sippen (S. 21).

Daß auch hier die Modifikationen nicht erblich sind, ist sehr schön an *Dipsacus silvestris tortus* zu demonstrieren, von dem wir in Vorlesung II gehört haben. Wenn man aus einer einheitlichen Sippe, welche unter bestimmten Kulturbedingungen etwa 30% Individuen mit Zwangsdrehung ergibt, die Samen von der am stärksten zwangsgedrehten Pflanze erntet, so hat das keine Änderung der durchschnittlichen Beschaffenheit der nächsten Generation zur Folge, man bekommt wieder etwa 30% zwangsgedrehter Pflanzen. Das gleiche Resultat erhält man, wenn man die Samen von einem ungedrehten Individuum dieser Sippe entnimmt. In Form eines Stammbaumes läßt sich ein derartiger Selektionsversuch folgendermaßen darstellen:



Digitized by Google

Über derartige Versuche hat DE VRIES (395) in seiner Mutationstheorie Bd. II S. 579 u. 591 berichtet.

Summa summarum ist also bisher kein einziger Fall bekannt geworden, der wirklich als Vererbung von Modifikationen gedeutet werden müßte.

Zahlreiche ältere Angaben über angebliche Vererbung von Modifikationen sind kritisch besprochen bei WEISMANN (406). Sehr viele derartige Angaben finden Sie ferner in den Büchern von PLATE (274) und THOMSON (363). Wo der Fehler in der Schlußfolgerung oder in der Versuchsanordnung steckt, werden Sie meist selbst leicht erkennen können. Eine sehr ausführliche Zusammenstellung zahlreicher, von ihm jetzt noch als Beispiele von Vererbung erworbener Eigenschaften gedeuteter Fälle hat ganz neuerdings SEMON (311) gegeben.

Mit dem Fehlen von positivem Material steht die Hartnäckigkeit, mit der besonders viele Zoologen an der Vererbung von Modifikationen festhalten, in einem merkwürdigen Gegensatz. Es gibt über diese Fragen eine ganz beängstigend große theoretische Literatur. Das hängt mit der weit verbreiteten Ansicht zusammen, daß ohne die Annahme einer Vererbung von Modifikationen sehr viele Probleme der Artbildung gar nicht diskutierbar wären.

Der theoretische Teil dieser Frage und vor allem das Verhältnis von Modifikationen zu dem, was man mit dem Sammelnamen „fluktuierende oder kontinuierliche Variationen“ bezeichnet, sowie ihr Verhältnis zu den Mutationen soll später in der Vorlesung XI noch eingehend besprochen werden. Hier wollen wir uns damit begnügen, daß wir noch einmal zusammenfassen, daß bisher kein einziger experimentell sicher gestellter Fall bekannt geworden ist, wo eine Modifikation vererbt wird, daß dagegen alle in großem Umfang und mit einwandsfreiem Material und einwandsfreier Versuchsanordnung durchgeführten Versuche eine Nichtvererbung der Modifikationen ergeben haben, auch bei fast ein Jahrzehnt lang fortgesetzten Beobachtungen.

Wir müssen also, bis das Gegenteil bewiesen ist, an dem Satze festhalten, daß Modifikationen nicht vererbt werden oder, wenn wir uns an die in der ersten Vorlesung gegebene Definition halten, an dem Satze, daß, wenn ein Individuum in irgend einer Richtung hin modifiziert wird, dadurch die charakteristische Modifizierbarkeit seiner Nachkommenschaft nicht verändert wird. Vererbt wird, und konstantes Merkmal einer Sippe ist ja immer nur diese Modifizierbarkeit durch die Außeneinflüsse im weitesten Sinne des Wortes. Eine Vererbung einer

Digitized by Google

Digitized by Google

Mendelnde Rassen von *A*

Digitized by Google

E. Lucas Lith. Inst. Berlin

Antirrhinum majus

Digitized by Google

Kreuzung zweier reiner Linien kommt äußerst selten vor. Die reinen Linien bestehen also ganz unvermischt dauernd nebeneinander.

Ein solches dauerndes Isoliertbleiben der einzelnen Linien finden wir außer bei den autogamen auch bei allen sich ausschließlich ungeschlechtlich fortpflanzenden Organismen, z. B. bei den Bakterien, den blaugrünen Algen, vielen völlig apogamen Pflanzengattungen usw. Hier kann man überall eine reine Linie als erblich absolut einheitliches Material sich einfach dadurch verschaffen, daß man ein einzelnes Individuum isoliert und sich vermehren läßt.

So einfach und klar liegen nun aber die Verhältnisse bei den wenigsten Pflanzen und Tieren. Eine große Anzahl von Organismen, vor allem alle getrennt geschlechtlichen, sind auf Fremdbefruchtung angewiesen, sie pflanzen sich „allogam" fort. Die Frage ist da, wie verhält es sich mit der Vererbung bei Fremdbefruchtung, wenn sich Individuen befruchten, die zweierlei verschiedenen systematischen Einheiten angehören? Diese Frage soll uns in der heutigen Vorlesung beschäftigen.

Den Weg für ein tieferes Eindringen in das bis dahin ganz unzugängliche Gebiet der Vererbung bei Fremdbefruchtung haben die grundlegenden Entdeckungen des Augustinermönches GREGOR MENDEL (241) gebahnt. Das Verdienst, die ganz in Vergessenheit geratenen von MENDEL gefundenen Gesetze selbständig und unabhängig voneinander neu entdeckt zu haben, gebührt den Botanikern C. CORRENS (64), E. TSCHERMAK (374) und H. DE VRIES (387, 388).

Um uns mit den von MENDEL gefundenen Vererbungsgesetzen bei Kreuzbefruchtung vertraut zu machen, wollen wir ausgehen von einem Versuch, den jeder selbst leicht wiederholen kann, der über einen kleinen Garten verfügt.

Wir kreuzen zwei Individuen von *Antirrhinum majus*, dem Gartenlöwenmaul, und zwar ein elfenbeinfarbiges aus einer konstant elfenbeinfarbigen Rasse (Taf. II Fig. 1) und ein rotes aus einer konstant roten Rasse (Taf. II Fig. 2). Für diese beiden Individuen wollen wir eine bestimmte Bezeichnung mit Buchstaben einführen und zwar folgendermaßen: Jede Pflanze entsteht als das Produkt der Vereinigung zweier Sexualzellen, einer männlichen und einer weiblichen. Eine solche Sexualzelle der konstant roten Rasse wollen wir mit **F** und die durch die Vereinigung zweier solcher Sexualzellen entstandene rote Pflanze mit **FF** bezeichnen. Ganz entsprechend soll die elfenbeinfarbige Pflanze **ff** und ihre Sexualzellen **f** heißen. Wenn wir nun einen Bastard zwischen einem roten Individuum **FF** und einem elfenbeinfarbigen **ff** erzeugen, so geschieht das dadurch, daß wir etwa eine weibliche Sexualzelle **F** sich vereinigen lassen mit einer männlichen **f**, also in der Weise,

Digitized by Google

1

2

P 1

3

F 1

4

5

6

F 2

Digitized by Google

Digitized by Google

daß wir eine rote Pflanze befruchten mit Pollen einer elfenbeinfarbigen. Die Kreuzung kann, das ist ganz einerlei, auch umgekehrt vorgenommen werden. Jedenfalls erhalten wir auf diese Weise ein Individuum mit der Bezeichnung **Ff** bezw. **fF**, d. h. einen Bastard oder, wie der Terminus heißt, ein heterozygotisches (durch Vereinigung ungleichartiger Sexualzellen entstandenes) Individuum. Im Gegensatz dazu heißt man ein Individuum, das durch die Vereinigung zweier gleichartiger Sexualzellen entstanden ist, homozygotisch. Ein solcher *Antirrhinum*-Bastard wird nun weder elfenbeinfarbig wie der eine Elter, noch rot wie der andere, sondern blaßrot (Taf. II, Fig. 3) blühen, er hat nur von dem einen — dem roten — Elter her die „Fähigkeit zur Bildung roter Blütenfarbe" geerbt, und das äußert sich darin, daß er eine wesentlich blassere Farbe aufweist.

Soweit ist an allem dem nichts Unerwartetes; umso auffälliger ist aber das Verhalten der Nachkommenschaft eines solchen Bastardes. Wenn wir eine Anzahl derartiger Bastarde **Ff** sich untereinander befruchten lassen, oder wenn wir, was hier ohne Schaden ausführbar ist, ein Individuum mit seinem eigenen Blütenstaub befruchten, dann erhalten wir eine Nachkommenschaft, die aus dreierlei verschiedenen Individuen besteht. Ein Teil dieser Bastardkinder hat rote Blüten, genau wie der eine Elter, ein zweiter Teil hat elfenbeinfarbige Blüten wie der andere Elter und ein dritter Teil endlich hat blaßrote Blüten. Wenn man viele solche Individuen (also Enkel der ursprünglich gekreuzten Pflanzen) großzieht, dann kann man nun ferner auch leicht feststellen, daß diese drei Kategorien, die roten, blaßroten und elfenbeinfarbigen Pflanzen, untereinander im Verhältnis von 1 : 2 : 1 stehen, d. h. von 100 solchen Pflanzen werden etwa 25 rot, 50 blaßrot und 25 elfenbeinfarbig sein, und ganz entsprechende Verhältniszahlen wird man immer erhalten, wenn man diesen Versuch wiederholt. In einem konkreten Falle erhielt ich z. B. von 97 Pflanzen 22 rot, 52 blaßrot und 23 elfenbeinfarbig.

Die auf diese Weise gewonnenen roten Individuen erweisen sich in ihrer Deszendenz als völlig konstant, geben ausschließlich eine rote Nachkommenschaft, die elfenbeinfarbigen sind ebenfalls konstant, aber die blaßroten Individuen verhalten sich in ihrer Deszendenz genau wie der erste ursprüngliche Bastard **Ff**, d. h. „spalten" wieder auf in $^1/_4$ rote, $^2/_4$ blaßrote und $^1/_4$ elfenbeinfarbige Nachkommen.

In Form eines Stammbaumes ist der Versuch auf Seite 48 dargestellt.

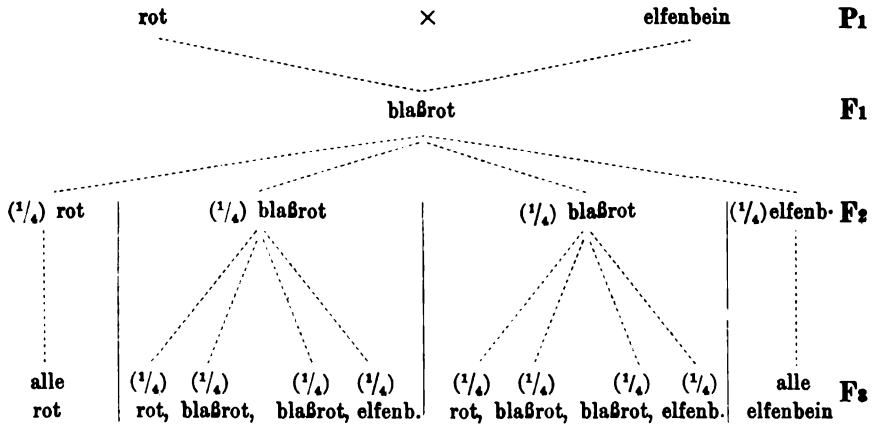
Man bezeichnet mit den hier an der rechten Seite beigedruckten Buchstaben P_1, F_1, F_2 folgendes: P_1 ist 1. Parentalgeneration, d. h. die ursprünglich zur Kreuzung verwendeten Individuen, F_1 ist die

Digitized by Google

1. Filialgeneration, d. h. die primären Bastarde und F_2 usw. sind die weiteren Generationen. Ganz entsprechend ist P_2 die Elterngeneration von P_1 usw.

Wie kommt nun dies alles zustande? — Die Lösung gibt die zuerst von MENDEL aufgestellte, heute fast zur Gewißheit gewordene Hypothese, daß jeder derartige Bastard zweierlei Arten von Sexualzellen bilde und zwar 50% „väterliche" und 50% „mütterliche".

Die Konsequenz dieser Theorie wollen wir jetzt im einzelnen an der Hand unseres Beispieles besprechen. Der *Antirrhinum*-Bastard **Ff** auf Tafel II, Fig. 3 bildet nach der Theorie zweierlei Arten von Sexual-



zellen und zwar ist die eine Hälfte davon ganz genau von der Art **F**, die also genau ebenso wie die Sexualzellen einer homozygotischen Pflanze **FF** die Fähigkeit zur Bildung roter Farbe übertragen, und die andere Hälfte seiner Sexualzellen ist genau gleich den Sexualzellen **f** der elfenbeinfarbigen Rasse **ff**. Diese Annahme, daß ein solcher Bastard zweierlei Sexualzellen bildet — zweierlei männliche sowohl wie zweierlei weibliche — und zwar zu je 50%, ist der Kernpunkt der MENDELschen Theorie. Alles andere ist erst sekundär und unwichtig.

Wenn wir nun unsern *Antirrhinum*-Bastard **Ff** mit seinem eigenen Blütenstaub befruchten, oder wenn wir mehrere solche Bastarde einander gegenseitig befruchten lassen, dann können die beiden verschiedenen Kategorien **F** und **f** von Sexualzellen sich in vier verschiedenen Weisen kombinieren.

Digitized by Google

Eine Eizelle **F** kann treffen ein Pollenkorn **F** und gibt ein Individuum **FF**, das rot blüht,
„ „ **F** „ „ „ „ **f** und gibt ein Individuum **Ff**, das blaßrot blüht,
„ „ **f** „ „ „ „ **F** und gibt ein Individuum **fF**, das blaßrot blüht,
„ „ **f** „ „ „ „ **f** und gibt ein Individuum **ff**, das elfenbeinfarbig blüht.

Da alle vier möglichen Kombinationen die gleiche Wahrscheinlichkeit haben, so werden wir erwarten dürfen, daß in der Deszendenz eines solchen Bastardes diese vier verschiedenen Arten von Individuen **FF**, **Ff**, **fF** und **ff** in annähernd gleichen Verhältnissen vorkommen werden, d. h. daß die Nachkommenschaft zusammengesetzt sein wird aus:
1/4 Individuen, welche entstanden sind als **FF** d. h. homozygotisch konstant rot sind,
1/4 „ „ „ „ „ **Ff** } d. h. heterozygotisch blaßrote Bastarde sind,
1/4 „ „ „ „ „ **fF** }
1/4 „ „ „ „ „ **ff** d. h. homozygotisch konstant elfenbeinfarbig sind.

In Form eines Schemas pflegt man einen derartigen Kreuzungsversuch folgendermaßen darzustellen:

	FF rot	ff elfenbein	Eltern- oder P_1-Generation
Keimzellen der P_1-Pflanzen	männliche alle F weibliche alle F	männliche alle f weibliche alle f	
	Ff blaßrot		Bastard- oder F_1-Generation
Keimzellen der F_1-Pflanzen	männliche 50% F, 50% f weibliche 50% F, 50% f		

1) FF rot	2) Ff blaßrot
3) fF blaßrot	4) ff elfenbein

Mögliche Kombinationen dieser Keimzellen d. h. theoretisch mögliche verschiedene Kategorien der 2. Bastard-Generation d. h. F_2

Digitized by Google

Wir sehen also, daß diese Zusammensetzung von F_2 einer derartigen Kreuzung aus $^1/_4$ rein mütterlichen, $^1/_4$ rein väterlichen Individuen und $^2/_4$ Bastarden auf Grund der Theorie erwartet werden muß. Die Theorie erklärt in sehr einfacher Weise die eigentümlichen Spaltungserscheinungen. Sie steht aber auch sonst so sehr im Einklang mit allen weiterhin gemachten Beobachtungen, daß wir mit ihr als etwas ganz sicher Begründetem arbeiten können.

Es ist möglich gewesen, auf Grund der Theorie nun auch das Resultat von weiteren Versuchen vorherzusagen und so die Theorie zu prüfen.

Einen Versuch, der seine Hypothese prüft, hat schon MENDEL selbst ausgeführt, nämlich die Rückkreuzung eines Bastardes mit dem einen seiner Eltern.

Wir wollen einen analogen Rückkreuzungsversuch mit unserem Löwenmaulbastard ausführen. Wir gehen in der Weise vor, daß wir unseren Bastard, der die Formel **Ff** hat, befruchten mit Blütenstaub der elfenbeinfarbigen Elternpflanze **ff** oder einer anderen elfenbeinfarbigen Pflanze der gleichen Sippe. Was ist da für ein Resultat zu erwarten, wenn wir uns auf den Boden der Spaltungshypothese stellen?

Nach der Hypothese produziert der Bastard zweierlei Eizellen, die eine Hälfte der Eizellen überträgt nur das Merkmal rote Blütenfarbe, die andere Hälfte überträgt nur das Merkmal elfenbein Blütenfarbe. Wenn wir nun einen solchen Bastard befruchten mit einer **ff**-Pflanze, deren Pollenkörner also sämtlich nur das Merkmal elfenbeinfarbige Blüte übertragen, dann müssen 50% der so entstehenden Nachkommen gebildet werden durch Vereinigung einer **F**-Eizelle mit einem **f**-Pollenkorn und die anderen 50% durch Vereinigung einer **f**-Eizelle mit einem **f**-Pollenkorn. Es müssen also bei einer solchen Rückkreuzung entstehen 50% Pflanzen von der Formel **Ff**, d. h. blaßrote Heterozygoten und 50% Pflanzen von der Formel **ff**, d. h. elfenbeinfarbige, weiterhin konstant bleibende Pflanzen.

Das auf Grund der Theorie vorherzusagende Ergebnis trifft denn auch tatsächlich ein. Man erhält im Versuche zu fast genau gleichen Teilen einerseits elfenbeinfarbige, weiterhin konstante und andererseits blaßrote, weiterhin regelrecht aufmendelnde Pflanzen.

Wie weitgehend dabei oft die Übereinstimmungen zwischen den theoretischen und den im Versuch gefundenen Zahlen gehen, will ich Ihnen an einigen konkreten Zahlen aus eigenen Versuchen zeigen.

Es gibt von Löwenmaul auch hinsichtlich der Blattfarbe sehr verschiedene Rassen, z. B. gibt es eine Rasse mit fast rein gelben Blättern. Kreuzt man diese gelbblätterige Rasse mit einer grünblätterigen, so bekommt man einen Bastard mit gelbgrünen „aurea-farbigen" Blättern.

Digitized by Google

Bei Selbstbefruchtung spaltet er auf in $^1/_4$ grüne, $^2/_4$ aureafarbige und $^1/_4$ gelbe Keimlinge.

Wenn man nun solch einen Bastard mit dem grünen Elter rückkreuzt, dann ist auf Grund der Theorie zu erwarten, daß 50% der so erhaltenen Pflanzen grün und weiterhin konstant und 50% aureafarbig und weiterhin spaltend sein müssen. In einer entsprechenden Versuchsreihe bekam ich aus solcher Rückkreuzung zwischen den Bastarden und den grünen Eltern insgesamt 1178 Pflanzen, von denen 597 gelbgrün und 581 grün waren, also fast genau das theoretisch zu erwartende Verhältnis *1 : 1*.

In unseren bisherigen Beispielen war es immer ohne weiteres leicht möglich, die Bastarde als solche an ihrer Farbe schon zu erkennen. Die Bastarde zwischen dem elfenbeinfarbigen und dem roten Löwenmaul, die **Ff**-Individuen, sind meist deutlich durch ein blasses Rot von den homozygotischen Eltern verschieden, so ist es auf Taf. II leicht möglich, die **FF**- und **Ff**-Individuen zu unterscheiden. Die Bastarde nehmen hier also gewissermaßen eine Art Mittelstellung zwischen den Eltern ein. Das gleiche gilt auch für die Bastarde zwischen den beiden eben erwähnten, in der Blattfarbe verschiedenen Löwenmaulrassen. So ist die Sachlage aber durchaus nicht immer.

Das Aussehen der Heterozygoten kann auch ein ganz anderes sein. Sehr eigenartige Verhältnisse finden sich z. B. bei der Kreuzung von zwei Hühnerrassen, über die BATESON (14, I—IV) berichtet hat. Andalusier-Hühner gibt es in verschiedenen konstanten Farbenrassen, u. a. kennt man eine Rasse, die schwarz und eine Rasse, die weiß mit schwarzen Flecken ist. Kreuzungen zwischen schwarzen Hühnern und schwarzweißen Hähnen und ebenso zwischen schwarzweißen Hühnern und schwarzen Hähnen geben nun immer Individuen, die blau gefiedert sind. Also hier zeigen die Heterozygoten eine ganz neue Farbe. Aber wenn man derartige blaue Andalusier aus F_1 unter sich kreuzt, dann erhält man ganz regelmäßig eine F_2, die aus $^1/_4$ schwarzen, $^1/_4$ schwarzweißen und $^2/_4$ blauen Hühnern sich zusammensetzt. Das ist genau das, was auf Grund der Spaltungsgesetze erwartet werden muß. Die schwarzen und die schwarzweißen Hühner erweisen sich bei Inzucht als konstant, die blauen spalten weiter in dem alten Verhältnis auf.

Allzu häufig scheint diese Sachlage, daß die Heterozygoten eine total von derjenigen der Homozygoten verschiedene Farbe aufweisen, nicht vorzukommen. Immerhin sind aber doch schon mehrere derartige Fälle genau bekannt.

Ein dritter Fall, der ganz besonders häufig vorkommt, ist der, daß die Heterozygoten ganz dem einen Elter gleichen, z. B. wenn wir eine rote Löwenmaulpflanze kreuzen mit einer weißen (Fig. 1 Taf. I), er-

Digitized by Google

halten wir Bastarde, die nicht von den homozygotischen roten Individuen zu unterscheiden sind und dementsprechend besteht also äußerlich F_2 einer solchen Kreuzung aus $^3/_4$ roten und $^1/_4$ weißen Individuen. Aber eine Prüfung der Deszendenz dieser roten Individuen zeigt, daß auch hier ein Teil konstante Deszendenz hat, sich als homozygotisch erweist; zwei andere Teile dagegen auch weiterhin spalten. Also auch hier sind in Wirklichkeit die Verhältnisse die gleichen wie bei den Bastarden zwischen rot und elfenbeinfarbig.

c

b

a

Fig. 14.
Löwenmaulrassen *(Antirrhinum)*. a Rasse mit normalen (zygomorphen) Blüten; c Rasse mit pelorischen (radiären) Blüten; b F_1-Bastard zwischen a und c. Nahezu völlige Dominanz.

Diese Erscheinung, daß vielfach die Bastarde äußerlich nicht von dem einen Elter zu unterscheiden sind, bezeichnet man mit dem Wort Dominanz. Man sagt, das eine Merkmal, hier etwa die Fähigkeit zur Bildung roter Farbe, „dominiere" über das andere Merkmal, über das Fehlen dieser Fähigkeit, und dieses letztere Merkmal sei „rezessiv" gegen das erstere. Man hat dieser Dominanzerscheinung, die durchaus keine allgemeine Regel ist, vielfach übertrieben große Bedeutung zugeschrieben, von einer „Dominanzregel" gesprochen. Das ist ganz verkehrt. Eine irgendwie allgemein gültige Dominanzregel gibt es nicht und sehr häufig ist eine Dominanz nur scheinbar. Es kann, darauf hat zuerst CORRENS (72) hingewiesen, für unser Auge ein Bastard völlige Dominanz, etwa in der Blütenfarbe eines Elters zeigen, aber wenn wir die Farbe des Bastards kolorimetrisch untersuchen, dann sehen wir, daß er, im Grunde genommen, sich so verhält, wie der Bastard zwischen dem roten, und dem elfenbeinfarbigen *Antirrhinum*, d. h. daß die Färbung des Heterozygoten viel schwächer ist, als die der Homozygoten, daß also die völlige Dominanz nur eine scheinbare ist.

Digitized by Google

Ob überhaupt völlige Dominanz, d. h. die Erscheinung, daß ein Merkmal sich heterozygotisch schon genau so äußert wie homozygotisch, häufig vorkommt, ist mir fraglich. Scheinbare völlige Dominanz beruht eben wohl oft nur auf unserem mangelhaften Unterscheidungsvermögen.

Die empirischen, in den Versuchen gefundenen Zahlen stimmen mit den theoretisch erwarteten auch in diesen Fällen von völliger oder nahezu völliger Dominanz genügend überein, wenn man nur mit der nötigen Individuenzahl arbeitet. Z. B. fand MENDEL selbst in seinen klassischen Kreuzungsversuchen mit Erbsenrassen folgende Zahlen: Er kreuzte eine Erbsenrasse mit grünen Keimblättern mit einer anderen mit gelblichen Keimblättern. Die Bastarde hatten alle gelbliche Keim-

a b c

Fig. 15. Löwenmaulrassen *(Antirrhinum)*.
a völlig normale Rasse; c Schlitzer-Rasse; b Bastard zwischen beiden, unterscheidet sich von a dadurch, daß die Zipfel der Unterlippe in der Mitte eingekerbt sind.

blätter, d. h. das Merkmal gelblich dominiert über das Merkmal grün. Von 258 solcher F_1-Bastarde erhielt MENDEL 8023 Individuen der F_2-Generation, und von diesen hatten 6022 gelbliche und 2001 grüne Keimblätter, d. h. die gelben stehen zu den grünen fast genau in dem theoretisch zu erwartenden Verhältnisse 3 : 1.

Hat man durch langes Arbeiten mit einem bestimmten Versuchstier oder einer Versuchspflanze seinen Blick geschärft, dann wird man wohl meistens Unterschiede zwischen den Homozygoten und den Heterozygoten erkennen. Fig. 14 und 15 zeigen das Aussehen zweier mendelnden Bastarde verglichen mit ihren Eltern. Man sieht, daß in Fig. 14 der Bastard (b) zwischen einer zygomorphen (a) und einer radiären (c) Rasse des Löwenmauls deutlich eine kleinere Oberlippe hat als die homozygotisch zygomorphe Elternrasse. In Fig. 15 erkennt man den Bastard (b) zwischen der normalen zygomorphen Rasse (a) und

Digitized by Google

einer anderen mit eigentümlich mißbildeten Blüten (c) daran, daß die Zipfel der Blumenblätter des Bastardes alle noch ein weiteres Mal geteilt sind, sie zeigen alle in ihrer Mitte eine leichte Einkerbung.

Wenn nun auch freilich meistens die Heterozygoten äußerlich verschieden sind von den Homozygoten, so ist dennoch sehr häufig eine reinliche Unterscheidung, etwa bei Auszählen einer F_2-Generation nicht möglich. Es rührt daher, daß sehr oft die Homo- und die Heterozygoten transgredierend modifizierbar sind (vergl. Seite 31). Schon in unserem ersten Beispiel der Kreuzung eines elfenbeinfarbigen Löwenmauls mit einem roten hat man oft Schwierigkeiten, in F_2 die Homozygoten und Heterozygoten zu unterscheiden. Schattig stehende Homozygoten haben ebenfalls ein etwas blasses Rot und sind nicht immer mit Sicherheit von Heterozygoten zu unterscheiden, die unter Verhältnissen aufgewachsen waren, welche eine dunklere Rotfärbung verursachen.

Die Dominanzverhältnisse sind auch bei einem und demselben Individuum öfters ungleich, es kann in der Jugend ein Tier deutliche Dominanz eines einelterlichen Merkmales zeigen, während in alten Stadien diese Dominanz nicht mehr zu erkennen ist. Z. B. hat A. Lang bei Schnecken-Kreuzungen ähnliches beobachtet.

Kreuzungsversuche wie die bisher genannten sind in den letzten Jahren in sehr großer Zahl mit den verschiedensten Organismen angestellt worden. Man hat gefunden, daß überall die gleichen Gesetzmäßigkeiten in Geltung sind, einerlei, ob wir mit Löwenmäulchen oder mit Getreidearten, mit Mäusen oder Käfern, mit Schnecken oder Schmetterlingen experimentierten. Wir finden überall, daß, wenn die gekreuzten Rassen sich in einem Merkmal unterscheiden, dann die Bastarde immer so aufspalten wie der Löwenmaulbastard unseres Schulbeispiels, d. h. daß also F_2 zusammengesetzt ist aus $^2/_4$ Individuen, die wieder Bastarde sind, und je $^1/_4$ Individuen, die genau das väterliche bezw. mütterliche Merkmal aufweisen.

Genau die gleichen Gesetze gelten nun auch mutatis mutandis, wenn wir zwei Rassen kreuzen, die sich in mehr als einem Merkmal unterscheiden. Wir wollen uns hier auch zur Orientierung einen möglichst einfachen und übersichtlichen Fall aussuchen, ebenfalls wieder eine Löwenmaulkreuzung. Die Löwenmaulrassen unterscheiden sich z. B. auch in Merkmalen der Blütenform. So besitze ich eine völlig konstante Rasse, die nur Blüten trägt wie die in Fig. 14c abgebildete. Die Blüten sind hier völlig radiär gebaut, alle Blumenblätter haben die

Digitized by Google

P 1

F 1

F 2

Digitized by Google

Digitized by Google

Form, die in der normalen, zygomorphen Löwenmaulblüte allein das mittlere Blumenblatt der Unterlippe aufweist, und sind auch alle wie dieses kurz gespornt. Diese pelorische Rasse ist völlig fruchtbar und kann mit normalen Rassen gekreuzt werden. Tafel III stellt die Kreuzung dieser roten pelorischen mit einer konstanten normal blühenden elfenbeinfarbigen Rasse dar. Der Bastard, die F_1-Pflanze, ist blaßrot

a b

Fig. 16. Hochwüchsige und niedrigwüchsige Rasse vom Gartenlöwenmaul *(Antirrhinum)*. Gleich alte und gleich behandelte Pflanzen.

und hat völlig normale Blütenform, nur die Oberlippe ist etwas kleiner als bei den homozygotisch normalen Sippen. Wir haben also hier einen Fall fast völliger Dominanz der normalen Form über die pelorische, während hinsichtlich der Farbe der Bastard eine ungefähre Mittelstellung einnimmt, wie das ja auch in den früher besprochenen Beispielen einer Kreuzung von rot mit elfenbeinfarbig der Fall war.

Die durch Selbstbefruchtung eines solchen Bastardes gewonnene F_2-Generation zeigt, wie Tafel III veranschaulicht, eine sehr bunte Zu-

Digitized by Google

sammensetzung. Es treten **sechs** äußerlich verschiedene Kategorien von Pflanzen auf, nämlich folgende:

Rote normale	39
blaßrote normale	94
rote pelorische	15
blaßrote pelorische	28
elfenbeinfarbige normale . . .	45
elfenbeinfarbige pelorische . .	13.

Das Zahlenverhältnis, in dem in einem meiner Versuche (S. 56, 1909) diese verschiedenen Kategorien gefunden wurden, ist in der Tabelle beigefügt.

Wie auf Grund der Spaltungsgesetze diese Kategorien und diese Verhältniszahlen zu verstehen sind, wollen wir in ähnlicher Weise ableiten, wie wir es vorhin für die Kreuzungsversuche mit den beiden nur in der Blütenfarbe verschiedenen Löwenmaulrassen getan haben.

Eine Sexualzelle oder wie man jetzt in der Vererbungsliteratur meistens sich ausdrückt, einen „Gameten" der normalen elfenbeinfarbigen Rasse wollen wir bezeichnen mit **fE**, einen Gameten der roten pelorischen Rasse mit **Fe**. Dabei soll bedeuten:

F Fähigkeit zur Bildung roter Blütenfarbe.
f Fehlen dieser Fähigkeit, d. h. der so bezeichnete Gamet überträgt elfenbeinfarbige Blüte.
E Fähigkeit zur Bildung normaler Blüten.
e Fehlen dieser Fähigkeit, d. h. der so bezeichnete Gamet überträgt pelorische Blütenform.

Die aus der Vereinigung zweier Gameten **Fe** (rote Blütenfarbe, pelorische Blüten) entstandene P_1-Pflanze aus der roten pelorischen Rasse bekommt also die Formel **FFee**.

Die aus der Vereinigung zweier Gameten **fE** (elfenbeinfarbige, normale Blüte) entstandene P_1-Pflanze aus der elfenbeinfarbigen normalen Rasse bekommt die Formel **ffEE**.

Der Bastard hat dann natürlich die Formel **FfEe**, da er ja durch die Vereinigung eines Gameten **Fe** und eines Gameten **fE** entstanden ist.

Wenn nun dieser Bastard geschlechtsreif wird, dann bildet er nach der MENDELschen Spaltungshypothese im ganzen viererlei verschiedene Gameten aus, nämlich folgende:

FE Die rote Farbe und normale Form übertragen.
Fe „ „ „ „ pelorische „ „
fE „ elfenbein-Farbe und normale Form „
fe „ „ „ „ pelorische „ „

Digitized by Google

Diese vielerlei verschiedenen Gameten werden alle in ungefähr gleicher Zahl gebildet, also jede dieser vier Kategorien bildet etwa $^1/_4$ der sämtlichen Gameten, der männlichen sowohl wie der weiblichen.

Wenn wir nun einen solchen Bastard **FfEe** mit sich selbst, oder mehrere solcher Bastarde gegenseitig miteinander befruchten, dann können sich diese vier Kategorien von weiblichen Sexualzellen mit den vier Kategorien von männlichen Sexualzellen in **16** verschiedenen Kombinationen vereinigen, nämlich:

1. Eine ♀ Sexualzelle **FE** kann treffen eine ♂ Sexualzelle **FE** u. gibt ein Individuum **FFEE**
d. h. eine rote, normale Pflanze.

2. „ „ „ **FE** „ „ „ „ „ **Fe** u. gibt ein Individuum **FFEe**
d. h. eine rote, normale Pflanze.

3. „ „ „ **FE** „ „ „ „ „ **fE** u. gibt ein Individuum **FfEE**
d. h. eine blaßrote normale Pflanze.

4. „ „ „ **FE** „ „ „ „ „ **fe** u. gibt ein Individuum **FfEe**
d. h. eine blaßrote normale Pflanze.

---

5. „ „ „ **Fe** „ „ „ „ „ **FE** u. gibt ein Individuum **FFEe**
d. h. eine rote normale Pflanze.

6. „ „ „ **Fe** „ „ „ „ „ **Fe** u. gibt ein Individuum **FFee**
d. h. eine rote pelorische Pflanze.

7. „ „ „ **Fe** „ „ „ „ „ **fE** u. gibt ein Individuum **FfEe**
d. h. eine blaßrote normale Pflanze.

8. „ „ „ **Fe** „ „ „ „ „ **fe** u. gibt ein Individuum **Ffee**
d. h. eine blaßrote pelorische Pflanze.

---

9. „ „ „ **fE** „ „ „ „ „ **FE** u. gibt ein Individuum **FfEE**
d. h. eine blaßrote normale Pflanze.

10. „ „ „ **fE** „ „ „ „ „ **Fe** u. gibt ein Individuum **FfEe**
d. h. eine blaßrote normale Pflanze.

11. „ „ „ **fE** „ „ „ „ „ **fE** u. gibt ein Individuum **ffEE**
d. h. eine elfenbeinf. norm. Pflanze.

12. „ „ „ **fE** „ „ „ „ „ **fe** u. gibt ein Individuum **ffEe**
d. h. eine elfenbeinf. norm. Pflanze.

---

13. „ „ „ **fe** „ „ „ „ „ **FE** u. gibt ein Individuum **FfEe**
d. h. eine blaßrote normale Pflanze.

14. „ „ „ **fe** „ „ „ „ „ **Fe** u. gibt ein Individuum **Ffee**
d. h. eine blaßrote pelorische Pflanze.

15. „ „ „ **fe** „ „ „ „ „ **fE** u. gibt ein Individuum **ffEe**
d. h. eine elfenbeinf. norm. Pflanze.

16. „ „ „ **fe** „ „ „ „ „ **fe** u. gibt ein Individuum **ffee**
d. h. eine elfenbeinf. pelor. Pflanze.

Digitized by Google

In Form eines vielfach zur Illustrierung derartiger Versuche gebrauchten Schemas stellt sich diese Spaltung und Neukombination der Merkmale folgendermaßen dar:

FFee rot pelorisch		ffEE elfenbein normal	P_1

FfEe blaßrot normal	F_1

FE	Fe	fE	fe	Sexualzellen der F_1-Pflanzen.

1) FFEE rot normal	2) FFEe rot normal	3) FfEE blaßrot normal	4) FfEe blaßrot normal
5) FFeE rot normal	6) FFee rot pelorisch	7) FfeE blaßrot normal	8) Ffee blaßrot pelorisch
9) fFEE blaßrot normal	10) fFEe blaßrot normal	11) ffEE elfenbein normal	12) ffEe elfenbein normal
13) fFeE blaßrot normal	14) fFee blaßrot pelorisch	15) ffeE elfenbein normal	16) ffee elfenbein pelorisch

Mögliche Kombinationen dieser Sexualzellen, d. h. mögliche Kategorien von F_2-Pflanzen

Ein Blick auf diese Übersicht zeigt, daß von den 16 möglichen Kombinationen

drei (1, 2, 5) Planzen mit roten normalen,
sechs (3, 4, 7, 9, 10, 13) Pflanzen mit blaßroten, normalen,
eine (6) Pflanzen mit roten pelorischen,
zwei (8, 14) Pflanzen mit blaßroten pelorischen,
drei (11, 12, 15) Planzen mit elfenbeinfarbigen normalen,
eine (16) Pflanzen mit elfenbeinfarbigen pelorischen

Blüten ergeben müssen.

Digitized by Google

Wenn wir die blaßroten und die roten Individuen nicht unterscheiden, sondern zusammenzählen, dann werden wir finden, daß

9 Kategorien rot normal (beide Merkmale in der dominierenden Form),
3 „ rot pelorisch (nur ein Merkmal in der „ „
3 „ elfenbeinfarbig, normal (nur ein Merkmal in der dominierenden Form),
1 „ elfenbeinfarbig pelorisch (kein Merkmal in der dominierenden Form)

sein werden.

Da alle Kombinationen die gleiche Wahrscheinlichkeit haben, ist auf Grund der Theorie zu erwarten, daß von den F_2-Pflanzen einer solchen Kreuzung:

$^3/_{16}$ rot normal blühen müssen,
$^6/_{16}$ blaßrot normal „ „
$^1/_{16}$ rot pelorisch „ „
$^2/_{16}$ blaßrot „ „ „
$^3/_{16}$ elfenbein normal blühen müssen,
$^1/_{16}$ „ pelorisch „ „

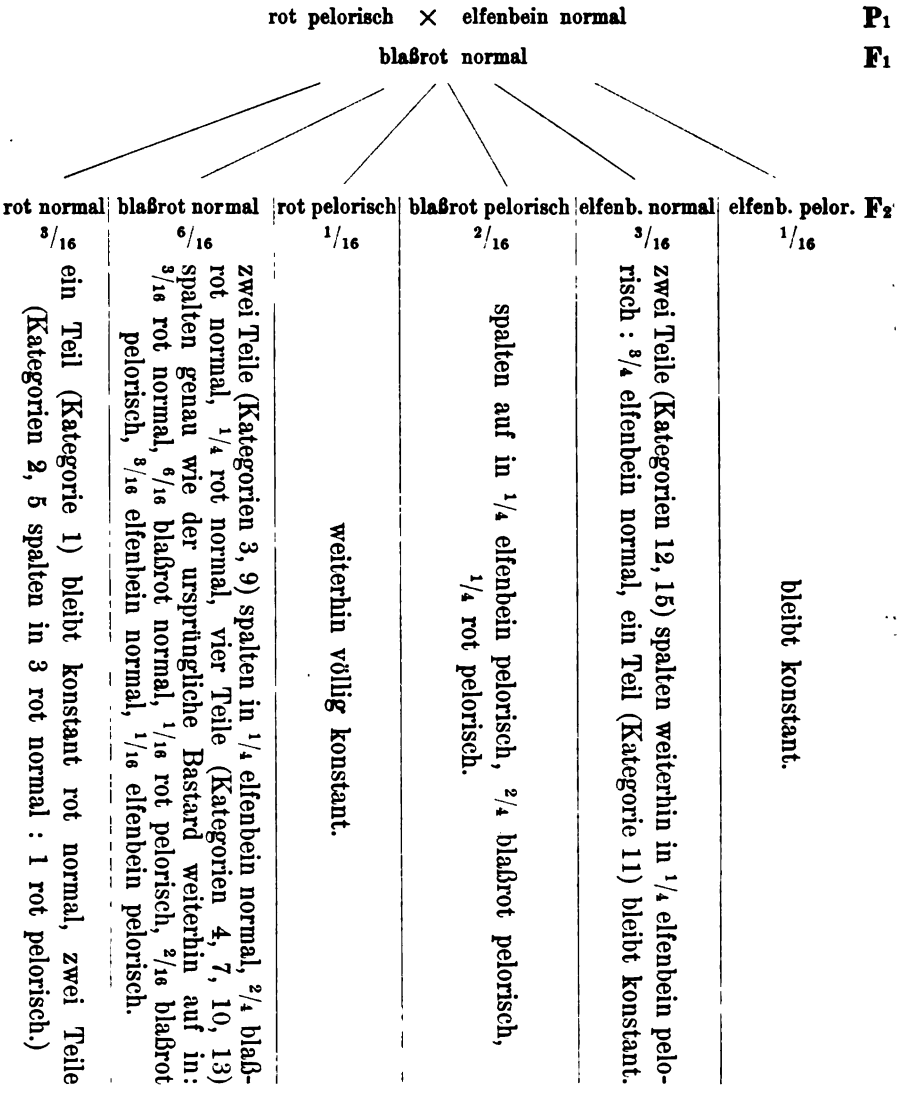
Vergleichen wir damit die im Versuche gefundenen Zahlen, so finden wir eine sehr weitgehende Übereinstimmung:

		theoretisch berechnet	gefunden
rot normal	(3)	**43**,875	**39**
blassrot normal	(6)	**87**,750	**94**
rot pelorisch	(1)	**14**,625	**15**
blassrot pelorisch	(2)	**29**,250	**28**
elfenbein normal . . , . .	(3)	**43**,875	**45**
elfenbein pelorisch	(1)	**14**,625	**13**
		Sa. **234**,000	Sa. **234**

Auf Grund der Theorie ist nun ferner zu erwarten, daß je $^1/_3$ der normal blühenden Kategorien weiterhin konstant normal blühende Deszendenz haben wird, nämlich alle Individuen aus **EE**-Kategorien (Nr. 1, 3, 9, 11), ferner werden wir erwarten müssen, daß je $^2/_3$ aller Individuen, nämlich aus den Kategorien **Ee** (Nr. 2, 4, 5, 7, 10, 12, 13, 15) weiterhin aufmendeln müssen in $^1/_4$ normale und $^3/_4$ pelorische Pflanzen. Auch dieses theoretische Postulat wird durch den Versuch erfüllt. Tatsächlich erweist sich in allen derartigen Kreuzungen ein entsprechender Teil der normalen F_2-Pflanzen, der übrigens auch an der kleineren Oberlippe meist äußerlich kenntlich ist, als **Ee**, d. h. mendelt in normale und pelorische Individuen auf.

Digitized by Google

Wenn wir auch diesen Versuch in Form eines Stammbaumes darstellen, dann bekommen wir:



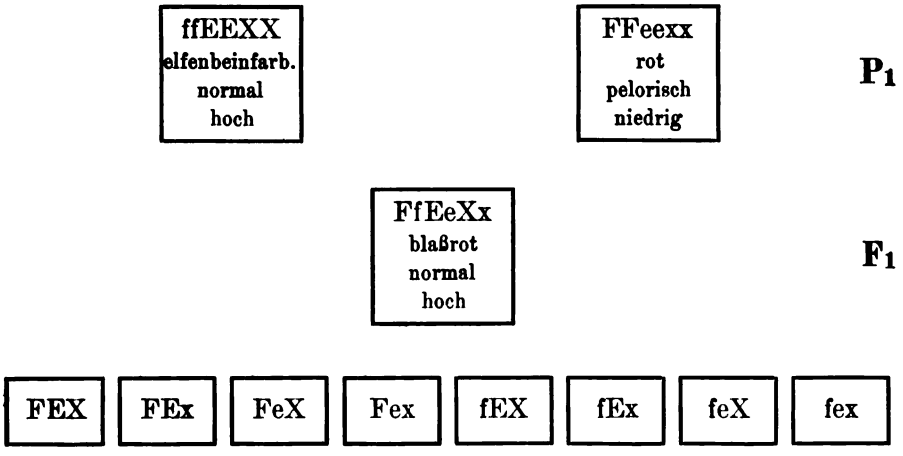
Wir sehen also, daß die verschiedenen Merkmale, durch welche die beiden ursprünglich gekreuzten Rassen sich unterscheiden, ganz **unabhängig voneinander** sich auf die Gameten des Bastardes verteilen, oder, wie man zu sagen pflegt, ganz unabhängig voneinander „mendeln". Dieses **Gesetz der Selbständigkeit der Merkmale** ist neben der Spaltungsregel die wichtigste Grundlage der experimentellen Vererbungs-

Digitized by Google

lehre. Auch dieses Gesetz hat schon MENDEL gefunden und mit aller Schärfe präzisiert.

Diese Erkenntnis hat eine große praktische Bedeutung besonders für die Pflanzen- und Tierzüchtung. Nehmen wir einmal an, pelorische Blüten und elfenbeinfarbige Blüten seien wünschenswerte Eigenschaften, eine solche Rasse existiere aber nicht, sondern nur zwei andere Rassen, die elfenbeinfarbige normale und die rote pelorische, die also jeweils nur die eine der beiden gewünschten Eigenschaften aufweisen. Ein Blick auf die Tafel III zeigt, daß man nur die beiden Rassen zu kreuzen braucht, um in der übernächsten, der F_2-Generation, dann Individuen zu erhalten, welche diese beiden Eigenschaften in sich vereinigen und konstant auf ihre ganze Deszendenz vererben.

Wir können nun natürlich auch Sippen kreuzen, die in noch mehr Merkmalen unterschieden sind. So könnten wir z. B. eine Kreuzung vornehmen zwischen einem elfenbeinfarbigen, normalen, hochwüchsigen (Fig. 16b) Löwenmaul und einem roten, pelorischen, niedrigwüchsigen (Fig. 16a). F_1 wäre dann rot, normal und hoch. Es „dominiert" also auch hoher Wuchs ziemlich weitgehend über niedrigen Wuchs. Bezeichnen wir eine Sexualzelle, welche das Merkmal hoher Wuchs überträgt, mit **X** und die Sexualzellen, welche das Merkmal niedriger Wuchs übertragen, mit **x**, und behalten wir für Form und Farbe die in den früheren Beispielen gebrauchten Bezeichnungen bei, so ist die Formel der elfenbeinfarbigen, normalen, hohen Rasse **ffEEXX** und die der roten, pelorischen, niedrigen **FFeexx**. Der Bastard ist dann **FfEeXx**, und in Form eines Schemas stellt sich der ganze Kreuzungsversuch folgendermaßen dar.



Digitized by Google

FFEEXX rot normal hoch	FFEEXx rot normal hoch	FFEeXX rot normal hoch	FFEeXx rot normal hoch	FfEEXX blaßrot normal hoch	FfEEXx blaßrot normal hoch	FfEeXX blaßrot normal hoch	FfEeXx blaßrot normal hoch
FFEExX rot normal hoch	FFEExx rot normal niedrig	FFEexX rot normal hoch	FFEexx rot normal niedrig	FfEExX blaßrot normal hoch	FfEExx blaßrot normal niedrig	FfEexX blaßrot normal hoch	FfEexx blaßrot normal niedrig
FFeEXX rot normal hoch	FFeEXx rot normal hoch	FFeeXX rot pelorisch hoch	FFeeXx rot pelorisch hoch	FfeEXX blaßrot normal hoch	FfeEXx blaßrot normal hoch	FfeeXX blaßrot pelorisch hoch	FfeeXx blaßrot pelorisch hoch
FFeExX rot normal hoch	FFeExx rot normal niedrig	FFeexX rot pelorisch hoch	FFeexx rot pelorisch niedrig	FfeExX blaßrot normal hoch	FfeExx blaßrot normal niedrig	FfeexX blaßrot pelorisch hoch	Ffeexx blaßrot pelorisch niedrig
fFEEXX blaßrot normal hoch	fFEEXx blaßrot normal hoch	fFEeXX blaßrot normal hoch	fFEeXx blaßrot normal hoch	ffEEXX elfenbein normal hoch	ffEEXx elfenbein normal hoch	ffEeXX elfenbein normal hoch	ffEeXx elfenbein normal hoch
fFEExX blaßrot normal hoch	fFEExx blaßrot normal niedrig	fFEexX blaßrot normal hoch	fFEexx blaßrot normal niedrig	ffEExX elfenbein normal hoch	ffEExx elfenbein normal niedrig	ffEexX elfenbein normal hoch	ffEexx elfenbein normal niedrig
fFeEXX blaßrot normal hoch	fFeEXx blaßrot normal hoch	fFeeXX blaßrot pelorisch hoch	fFeeXx blaßrot pelorisch hoch	ffeEXX elfenbein normal hoch	ffeEXx elfenbein normal hoch	ffeeXX elfenbein pelorisch hoch	ffeeXx elfenbein pelorisch hoch
fFeExX blaßrot normal hoch	fFeExx blaßrot normal niedrig	fFeexX blaßrot pelorisch hoch	fFeexx blaßrot pelorisch niedrig	ffeExX elfenbein normal hoch	ffeExx elfenbein normal niedrig	ffeexX elfenbein pelorisch hoch	ffeexx elfenbein pelorisch niedrig

F_2

Eine ausführliche Legende zu geben ist wohl nicht mehr notwendig. Wir sehen also, daß hier der Bastard 8 verschiedene Sexualzellen bildet, die 64 verschiedene Kombinationen in F_2 ermöglichen.

Liegt in einem solchen Falle überall volle oder doch nahezu volle Dominanz des einen Merkmals über das andere vor, oder besser gesagt, können wir die Homozygoten und die Heterozygoten nicht unterscheiden, dann werden von diesen 64 Kombinationen

27 alle **drei** Merkmale in der dominierenden Form aufweisen, werden also rot, normal, hoch aussehen,

9 nur die **zwei** Merkmale rot und normal in der dominierenden Form aufweisen,

9 „ „ „ „ „ „ hoch in der dominierenden Form aufweisen,

Digitized by Google

9 nur die **zwei** Merkmale normal und hoch in der dominierenden Form aufweisen,
3 nur das **eine** Merkmal rot in der dominierenden Form aufweisen,
3 „ „ „ „ normal „ „ „ „ „
3 „ „ „ „ hoch „ „ „ „ „
1 **kein** dominierendes Merkmal zeigen.

Kreuzen wir Sippen, die sich in noch mehr Merkmalen unterscheiden, dann gelten diese selben Gesetzmäßigkeiten weiter. Im einzelnen darauf einzugehen, ist wohl überflüssig. Was für Zahlenverhältnisse auftreten, und welche allgemeine Formel für **n**-Merkmale leicht aufgestellt werden kann, zeigt die nachstehende Tabelle ohne weitere Erklärung.

Zahl der Merkmale, in bezug auf welche die Eltern P_1 heterozygotisch sind	Zahl der verschiedenen Artenvon Gameten, welche in F_1 gebildet werden	Zahl der möglichen Kombinationen der Gameten = Zahl der innerlich verschiedenen Kategorien von F_2-Individuen	Maximale Zahl d. äußerlich verschiedenen Kategorien von F_2-Individuen, wenn überall völlige Dominanz vorliegt	Die äußerlich verschiedenen Kategorien von F_2-Individuen sind, wenn überall völlige Dominanz vorliegt, vertreten durch Individuenzahlen, welche zueinander in den folgenden Verhältnissen stehen. (Hängt eine äußerlich sichtbare Eigenschaft v. mehreren heterozygotisch vorkommenden Merkmalen ab (vgl. Vorl. V), dann treten hier abweichende, allerdings aus den nachstehend genannten ableitbare Zahlenreihen auf).
1	$2^1 = 2$	$(2^1)^2 = 4$	$2^1 = 2$	3 : 1 (1 1)
2	$2^2 = 4$	$(2^2)^2 = 16$	$2^2 = 4$	9 : 3 : 3 : 1 (1 2 1)
3	$2^3 = 8$	$(2^3)^2 = 64$	$2^3 = 8$	27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1 (1 3 3 1)
4	$2^4 = 16$	$(2^4)^2 = 256$	$2^4 = 16$	81:27:27:27:27:9:9:9:9:9:9:3:3:3:3:1 (1 4 6 4 1)
n	2^n	$(2^n)^2$	2^n	$3^n : 3^{n-1} . 3^{n-1} : 3^{n-1} \ldots : 3^{n-2} . 3^{n-2} . 3^{n-2} \ldots$ usw. (1 .. usw. Koefficienten d. Binoms $(a+a)^n$ .. 1)

Vielleicht ist es Ihnen aufgefallen, daß der größte Teil aller bisher besprochenen Beispiele von Vererbungen nach den Spaltungsgesetzen sich auf Färbungsmerkmale bezog. Das rührt nur daher, daß Färbungsunterschiede im allgemeinen in Vererbungsversuchen viel leichter verfolgt werden können als andere Unterschiede, und liegt nicht etwa daran, daß nur gerade für die Färbungsvererbung die Spaltungsgesetze gelten. Man hat bei Vererbungsversuchen natürlich mit Vorliebe auf

Digitized by Google

Merkmale geachtet, die leicht erkennbar und augenfällig sind. Es ist sehr leicht, in einem Kreuzungsversuch zwischen einem roten und einem weißen Löwenmäulchen in F_2 die Spaltung zu verfolgen, aber es ist sehr umständlich, die Spaltung festzustellen, wenn man z. B. kreuzt eine selbstfertile mit einer selbststerilen Rasse, wo man den F_2-Pflanzen ja nicht ansehen kann, ob sie selbstfertil oder selbststeril sind, sondern wo man das erst wieder für jede einzelne F_2-Pflanze durch einen eigenen Versuch feststellen muß. Eine Auszählung einer F_2-Generation macht daher eine heillose Arbeit, wenn man die Vererbung derartiger Merkmale untersucht.

Also nur der Bequemlichkeit halber ist soviel gerade mit Farbenrassen experimentiert worden. Die Spaltungsgesetze gelten aber auch für alle anderen Merkmale ebenso gut wie für die Färbung.

Vorlesung V

Komplikationen der Spaltungserscheinungen. — Kreuzung von Rassen, die transgredierend modifizierbar sind. — Verdeckung eines Merkmales durch ein anderes (Hypostasie, Epistasie). — Abhängigkeit eines scheinbar einheitlichen Merkmales von mehreren „Erbeinheiten". — Bastardatavismus.

In allen diesen bisher besprochenen Beispielen von Kreuzungen zwischen Rassen, die sich in mehreren Merkmalen unterscheiden, lagen die Verhältnisse einfach und übersichtlich. So einfach liegen sie aber durchaus nicht immer, ja sogar nur ausnahmsweise. Um zunächst eine sehr häufig vorkommende Komplikation zu verstehen, müssen wir zurückgreifen auf das, was wir in der Vorlesung III besprochen haben. Wir hatten dort schon gehört, daß es von Bohnenpflanzen sehr zahlreiche kleinste systematische Einheiten gibt, die sich nur in den Größenverhältnissen ihrer Samen unterscheiden. Aus den Versuchen von JOHANNSEN (189) war z. B. mitgeteilt, daß er von Prinzeß-Bohnen zahlreiche „reine Linien" isoliert hat, die in sich konstant sind. Eine solche reine Linie war dadurch charakterisiert, daß ihre kleinsten Bohnen 30—40 cg, ihre größten 85—90 cg schwer waren. Während das Mittel bei etwa 60—75 cg lag.

Eine andere solche Linie hatte eine etwas andere Modifikationskurve, bei ihr war die kleinste Bohne 20—25 cg, die größte 60—65 cg und der Mittelwert liegt bei 40—50 cg. Diese beiden Bohnenrassen zeigen also ein Transgredieren ihrer Modifikationskurven. In

Digitized by Google

ganz analoger Weise zeigen nun auch einzelne in sich völlig konstante Farbenrassen des Löwenmauls ein solches Transgredieren der Modifikationskurven. So gibt es eine Rasse, welche unter guter Belichtung und bei günstigen Ernährungsverhältnissen eine „schwarzrote" Blütenfarbe hat wie in Fig. 10 Taf. I abgebildet. Die Färbung wird aber z. B. durch das Licht sehr stark modifiziert, schattig stehende Pflanzen dieser Sippe haben sehr viel blassere Blüten, die dann gelegentlich so hell aussehen können, wie die in Fig. 7 Taf. I abgebildeten Blüten einer anderen „roten" Rasse. Es sind also besonders dunkel modifizierte Individuen der roten Sippe von besonders blaß modifizierten Individuen der schwarzroten Sippe nicht immer äußerlich unterscheidbar.

Wenn man eine Kreuzung zwischen der schwarzroten und der roten Sippe ausführt, dann zeigen die F_1-Pflanzen eine ungefähr mittlere Färbung zwischen den Elterntypen, vielleicht mit etwas mehr Annäherung an schwarzrot. Besonders gut belichtete und gut genährte Individuen sind fast so dunkel wie typische homozygotische schwarzrote Pflanzen, aber etwas schattig stehende Individuen sind rot wie die homozygotischen roten Eltern.

F_2 einer solchen Kreuzung enthält nun theoretisch $^1/_4$ homozygotisch schwarzrote, $^1/_4$ homozygotisch rote und $^2/_4$ wiederum heterozygotische Individuen, aber weil, wie wir gehört haben, die Modifikationskurven dieser 3 Kategorien übereinandergreifen, ist es nicht möglich, in einer solchen Generation eine Zählung vorzunehmen. Man erkennt zwar einzelne Individuen, die ein so dunkles Schwarzrot zeigen, wie es nur bei den homozygotisch „schwarzroten" Sippen vorkommt, und man erkennt auch andere Pflanzen, die so hellrot sind, daß sie sicher homozygotisch „rot" sein müssen, aber der großen Mehrzahl der Pflanzen wird man es äußerlich nicht ansehen können, in welche von diesen drei theoretisch unterscheidbaren Kategorien sie gehören. Daß trotzdem auch hier eine völlig regelrechte Spaltung vorliegt, zeigt in einem solchen Fall nur eine Analyse der nächsten, der F_3-Generation. Man muß in praxi eine gewisse Anzahl F_2-Individuen, sagen wir einmal etwa 40 ohne Wahl herausgreifen, Samen aus Selbstbefruchtung ernten, und die Deszendenz jeder einzelnen von diesen 40 Pflanzen für sich in einem eigenen Beete großziehen. Man wird dann finden, daß etwa 10 Beete aussehen werden, wie die Beete der reinen „roten" Sippe, 10 Beete wie solche der reinen „schwarzroten" Sippe, und 20 Beete werden wiederum so aussehen, wie die F_1-Generation dieser Kreuzung. Mit anderen Worten, man kann also auch hier — freilich nur auf dem sehr umständlichen Wege einer Analyse der F_3-Generation — feststellen, daß von den F_2-Pflanzen $^1/_4$ homozygotisch schwarzrote, $^1/_4$ homo-

Digitized by Google

zygotisch rote und $^2/_4$ heterozygotische Pflanzen sind, wie es nach der Spaltungslehre zu erwarten ist.

Daß in dieser Weise alle in F_2 auftretenden Kategorien oder doch ein Teil davon transgredierende Modifizierbarkeit zeigen, kommt oft vor, und kann natürlich unter Umständen die Analyse eines Kreuzungsversuches sehr erschweren.

Mit einer anderen häufigen Komplikation soll uns ein Versuch von NILSSON-EHLE (265, S. 25) vertraut machen.

NILSSON-EHLE kreuzte eine konstante schwarzspelzige Hafersorte mit einer konstant weißspelzigen.

F_1 war nahezu ebenso schwarz wie die schwarze Elternsippe. Wir haben also hier eine fast völlige Dominanz von schwarz. Man würde nun wohl erwarten, daß F_2 aus $^3/_4$ schwarzspelzigen und $^1/_4$ weißspelzigen Pflanzen bestünde. Das ist aber keineswegs der Fall, sondern von 560 F_2-Pflanzen, die in diesem Versuche großgezogen wurden, waren 418 schwarz, 106 **grau** und 36 weiß.

Auf den ersten Blick scheint hier eine ganz prinzipiell andere Vererbungsweise vorzuliegen als in den früheren Beispielen. Es liegt aber auch hier eine ganz regelrechte Mendelspaltung vor. Die Sache ist nur die, daß die schwarze Gerstensippe in gewissem Sinne doppelt gefärbt ist, sie ist nämlich schwarz, und enthält außerdem aber auch noch eine graue Färbung. Ansehen kann man dies der schwarzen Sippe nicht, weil die schwarze Farbe die graue völlig verdeckt. Die schwarze Gerstenrasse unterscheidet sich also von der weißen in zwei Merkmalen, nicht bloß in einem. Wir wollen nun einmal in der gewohnten Weise die „Fähigkeit zur Bildung schwarzer Farbe" mit **S**, das „Fehlen dieser Fähigkeit" mit **s** und die „Fähigkeit zur Bildung der grauen Farbe" mit **G** und Fehlen mit **g** bezeichnen, dann muß die schwarze Gerstenrasse die Bezeichnung, die Formel **SSGG**, bekommen, die weiße die Formel **ssgg**. Der Bastard ist dann natürlich **SsGg** und ein solcher Bastard bildet, nach dem, was wir in der letzten Stunde gehört haben, vier verschiedene Arten von Sexualzellen nämlich **SG, Sg, sG** und **sg**.

Befruchten wir einen solchen Bastard mit sich selbst (Hafer ist übrigens schon spontan fast ausschließlich autogam), so sind 16 Kombinationen möglich. In nachstehender Tabelle sind die möglichen Kombinationen und das Aussehen der Pflanzen, die daraus hervorgehen, zusammengestellt.

Theoretisch ist nun zu erwarten, daß von einer solchen F_2-Generation 12 Teile schwarz, 3 Teile grau und 1 Teil weiß sein müssen.

Digitized by Google

Eizelle Pollenkorn	Eizelle Pollenkorn
SG × SG = schwarz	sG × SG = schwarz
SG × Sg = schwarz	sG × Sg = schwarz
SG × sG = schwarz	sG × sG = grau
SG × sg = schwarz	sG × sg = grau
Sg × SG = schwarz	sg × SG = schwarz
Sg × Sg = schwarz	sg × Sg = schwarz
Sg × sG = schwarz	sg × sG = grau
Sg × sg = schwarz	sg × sg = weiß.

Wenn wir die im Versuch gefundenen Zahlen daraufhin uns ansehen, so zeigt sich, daß tatsächlich die gefundenen Zahlen nahezu genau dieses theoretisch zu erwartende Verhältnis 12 : 3 : 1 aufweisen.

gefundene Zahlen		theoretisch	Für die Summe 560 berechnetes theoretisches Verhältnis 12 : 3 : 1
schwarzspelzig	418	*12*	*420*
grauspelzig	106	*3*	*105*
weißspelzig	36	*1*	*35*
	Sa 560		Sa 560

Also auch hier liegt eine ganz regelrechte Mendelspaltung vor, aber nicht mit einem Merkmal, sondern mit zweien. Diese Erscheinung, daß ein Merkmal (wie hier das Merkmal schwarz) ein anderes (hier das Merkmal grau) verdeckt, kommt sehr oft vor.

Man sagt in solchen Fällen, das eine Merkmal (hier schwarz) sei „epistatisch" über das andere (hier grau), das „hypostatisch" sei. Ich werde diese Ausdrücke nicht gebrauchen, erwähne sie aber, weil sie in der Literatur viel vorkommen.

Mit einer anderen Komplikation, die in F_2 Erscheinungen hervorruft, welche fürs erste nicht mit den Spaltungsgesetzen zu stimmen scheinen, soll uns wiederum eine Löwenmaulkreuzung bekannt machen.

Wir wollen z. B. kreuzen eine Löwenmaulpflanze, die gelb blüht, wie Fig. 2 Taf. I und eine zweite, die rot blüht, wie Fig. 7 Taf. I. Die F_1-Pflanze ist dann blaßrot, wie die F_1-Pflanze in Taf. II.

Man würde nun wohl nach dem bisher Gehörten erwarten, daß F_2 aus 1 rot: 2 blaßrot: 1 gelb, oder wenn wir rot und blaßrot nicht unterscheiden, aus 3 rot : 1 gelb besteht. Das ist aber nicht der Fall, sondern F_2 besteht aus roten, gelbroten, elfenbeinfarbigen und gelben

Digitized by Google

Pflanzen. Die roten und die gelbroten sind teils blaßrot, teils typisch rot. Wie ist diese Spaltung zu verstehen? Eine empirische Feststellung der Zahlenverhältnisse, in denen die 4 Farbenkategorien auftreten, ergibt ganz zweifellos das Verhältnis:

9 rot und blaßrot
3 gelbrot und blaßgelbrot
3 elfenbein
1 gelb

In einem derartigen Versuch habe ich z. B. erhalten (Saat 428. 1910):

	gefunden	theoretisch	
rot und blaßrot	107	*110,25*	(*9*)
gelbrot und blaßgelbrot . .	38	*36,75*	(*3*)
elfenbein	37	*36,75*	(*3*)
gelb	14	*12,25*	(*1*)
	196	196,00	

Daß hier das Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 vorliegt, zeigt ein Blick auf die beigefügten theoretischen Zahlen, die genau das Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 für die Summe 196 darstellen.

Die Zahlenreihe 9 : 3 : 3 : 1 ist nun aber, wie aus der Tabelle Seite 63 ersichtlich, typisch für Kreuzungen mit Rassen, die sich in zwei unabhängig mendelnden Merkmalen unterscheiden. Und in zwei unabhängig mendelnden Merkmalen unterscheiden sich auch die gelbe und die rote Rasse unseres Versuches. Die beiden Merkmale, die wir gleich in der gewohnten Weise mit Buchstaben bezeichnen wollen, sind folgende:

F Fähigkeit zur Bildung roter Farbe.
f Fehlen dieser Fähigkeit.
C Fähigkeit zur Umwandlung der gelben Grundfarbe in Elfenbein.
c Fehlen dieser Fähigkeit.

Die gelbe Pflanze ist **ffcc**, hat also diese beiden Fähigkeiten nicht, wohl aber hat sie die rote Pflanze **FFCC**. Der Bastard ist **FfCc** und dieser Bastard bildet die Sexualzellen **FC**, **Fc**, **fC**, **fc** und damit die folgenden Kombinationen (S. 69) in F_2.

Für F_2 ist danach theoretisch folgende Zusammensetzung zu erwarten: **3** rot : **6** blaßrot : **1** gelbrot : **2** blaßgelbrot : **3** elfenbein : **1** gelb, oder wenn wir rot und blaßrot zusammenzählen, **9** rot und blaßrot : **3** gelbrot und blaßgelbrot : **3** elfenbein : **1** gelb. Das ist fast genau das auch im Versuche gefundene Verhältnis.

Digitized by Google

FFCC rot	FFCc rot	FfCC blaßrot	FfCc blaßrot
FFcC rot	FFcc gelbrot	FfcC blaßrot	Ffcc blaßgelbrot
fFCC blaßrot	fFCc blaßrot	ffCC elfenbein	ffCc elfenbein
fFcC blaßrot	fFcc blaßgelbrot	ffcC elfenbein	ffcc gelb

Wir haben also hier den Fall, daß ein Außenmerkmal — die rote Blütenfarbe — deutlich beeinflußt wird, nicht bloß von einer, sondern von zwei mendelnden Eigenschaften. Diese Erscheinung wird man sehr oft beobachten, wenn man mit irgend einer Tier- oder Pflanzen-Spezies in größerem Maßstabe zu experimentieren beginnt.

Man kommt dadurch sehr bald dazu, einen scharfen Unterschied zu machen zwischen den als Einheiten mendelnden Eigenschaften und den mit den Sinnen erkennbaren Außenmerkmalen.

Eine solche als Einheit mendelnde Grundeigenschaft bezeichnet man heute mit den Ausdrücken: **Gen, Erbeinheit, Faktor** usw. Also die „Fähigkeit zur Bildung roter Farbe", oder die „Fähigkeit zur Umwandlung von gelb in elfenbein" usw. nennt man Erbeinheiten, Gene, Faktoren.

Diese Erkenntnis, daß die **Außenmerkmale,** Farben, Form usw. der Organismen und die **mendelnden Erbeinheiten** zweierlei ganz verschiedene Dinge sind, ist die Voraussetzung für ein Verständnis der schon wesentlich komplizierteren Versuche, die uns weiterhin beschäftigen sollen.

Man hat z. B. beobachtet, daß die Kreuzung zweier hellgefärbter, etwa weißblühender Rassen von verschiedenen Pflanzen, Erbsen, spanischen Wicken und anderen, die in sich völlig konstant sind, eine rote F_1 ergab, und daß die durch Selbstbefruchtung von solchen F_1-Pflanzen gewonnene F_2-Generation aus 9 Teilen roten und 7 Teilen weißen Pflanzen bestand. Der erste, der einen derartigen Fall — bei

Digitized by Google

Mirabilis Jalapa der „Wunderblume“ — völlig richtig deutete, war CORRENS (70). Unabhängig von ihm und fast gleichzeitig sind von TSCHERMAK (379), CUÉNOT (94) und BATESON (14) u. a. ähnliche Fälle analysiert worden.

Wir wollen, um bei unserem alten Schulobjekt zu bleiben, einen derartigen Fall wieder beim Löwenmaul besprechen, wo diese Verhältnisse sehr weitgehend aufgeklärt sind.

Schon früher haben wir gehört, daß wir von dem Gartenlöwenmaul *Antirrhinum majus* außer den elfenbeinfarbigen Rassen auch rein weiße Rassen kennen, mit vollkommen weißen Blüten, ohne jede Spur von gelb. (Fig. 1 Taf. I).

Es gibt nun weiße Rassen, die gekreuzt mit beliebigen elfenbeinfarbigen Pflanzen eine blaßrote F_1-Generation ergeben, und F_2 besteht dann aus roten, blaßroten, elfenbeinfarbigen und weißen Pflanzen im Verhältnis von **3** rot, **6** blaßrot, **3** elfenbeinfarbig, **4** weiß. (Taf. IV).

In einem konkreten Versuch erhielt ich z. B. in F_2 aus einer solchen Kreuzung folgende Spaltung:

rot	137
blaßrot	278
elfenbein	130
weiß	137.

Es ist das allerdings nicht das Verhältnis 3 : 6 : 3 : 4, sondern ungefähr das Verhältnis 3 : 6 : 3 : 3, aber ursprünglich sind hier mehr weiße Pflanzen dagewesen, die weißen Pflanzen sind jedoch empfindlicher gegen allerhand Schädlichkeiten und sterben vor der Blüte in größerer Zahl als die farbigen Kategorien. In Wirklichkeit ist also auch hier das Verhältnis ursprünglich wohl ziemlich genau 3 : 6 : 3 : 4 gewesen.

Diese eigentümliche Spaltung in F_2 kommt daher, daß die Erbeinheit **F** (Fähigkeit zur Bildung roter Farbe) nur in denjenigen Pflanzen sich äußern, also rote Farbe hervorrufen kann, welche noch einen anderen unabhängig von ihr mendelnden Faktor **B** enthalten. Dieser Faktor **B** ruft für sich allein eine gelbe Farbe der Blüte hervor. Eine Pflanze, der dieser Faktor **B** fehlt, die also **bb** in ihrer Formel hat, ist weiß, ganz einerlei, ob sie die anderen Faktoren für Blütenfärbung enthält oder nicht.

Wir kennen also jetzt schon folgende selbständig mendelnde Erbeinheiten der Blütenfarbe des Löwenmauls:

B Fähigkeit zur Bildung gelber Farbe (und gleichzeitig Grundlage für Farbe überhaupt).

Digitized by Google

P 1

F 1

F 2

Digitized by Google

Digitized by Google

F Fähigkeit zur Bildung roter Farbe (nur wirksam in Gegenwart von **B**).

C Fähigkeit, das Gelb in Elfenbein, bezw. in Gegenwart von **F** das Gelbrot in gewöhnliches Rot umzuwandeln.

Danach ist also z. B. eine Pflanze von der Formel **BBffCC** elfenbeinfarbig und eine von der Formel **bbFFCC** weiß.

Wenn wir aber diese beiden Rassen kreuzen, dann bekommen wir eine F_1-Generation von der Formel **BbFfCC** und diese Pflanzen müssen blaßrot blühen.

Eine derartige **BbFfCC**-Pflanze, die heterozygotisch in zwei Erbeinheiten ist, wird viererlei Sexualzellen bilden, nämlich **BFC**, **BfC**, **bFC**, **bfC**, und wird folgende 16 Kombinationen in F_2 entstehen lassen:

1) BBFFCC **rot**	2) BBFfCC **blaßrot**	3) BbFFCC **rot**	4) BbFfCC **blaßrot**
5) BBfFCC **blaßrot**	6) BBffCC **elfenbein**	7) BbfFCC **blaßrot**	8) BbffCC **elfenbein**
9) bBFFCC **rot**	10) bBFfCC **blaßrot**	11) bbFFCC **weiß**	12) bbFfCC **weiß**
13) bBfFCC **blaßrot**	14) bBffCC **elfenbein**	15) bbfFCC **weiß**	16) bbffCC **weiß**

Wie das Schema zeigt, werden tatsächlich 3 Kategorien rot, 6 blaßrot, 3 elfenbein und 4 weiß sein müssen, genau wie in den Versuchen ja auch das Zahlenverhältnis gefunden wird.

Aus der Tabelle ist auch sofort ersichtlich, daß aus einer solchen Kreuzung **vier** verschiedene Kategorien von weißen Pflanzen entstehen. Äußerlich sind diese Kategorien nicht zu unterscheiden, aber daß wirklich verschiedene Kategorien entstehen, kann man durch neue Kreuzungsversuche feststellen. Aus dem Schema ist z. B. ersichtlich, daß unter anderen auch eine Kategorie von weißen Pflanzen entsteht (Nr. 16), die **bb** und **ff** in der Formel haben. Von solchen Pflanzen ist nach dem, was wir über die Erbeinheiten **B** und **F** gehört haben, zu erwarten, daß sie bei Kreuzung mit elfenbeinfarbigen Rassen keine rote, sondern

Digitized by Google

eine elfenbeinfarbige F_1-Generation geben müssen. Dieses theoretische Postulat, daß derartige weiße Pflanzen, die innerlich ganz verschieden sind von der ursprünglichen weißen P_1-Pflanze, in F_2 einer solchen Kreuzung entstehen müssen, wird nun tatsächlich durch den Versuch erfüllt. Wenn man eine Anzahl von beliebigen weißen F_2-Pflanzen herausgreift und mit der elfenbeinfarbigen Rasse kreuzt, der die P_1-Pflanze angehört hat, dann findet man immer einige, welche eine elfenbeinfarbige F_1- (Kategorie 16), andere, welche eine homogene blaßrote (Kategorie 11), endlich drittens solche, die eine aus 50% elfenbeinfarbigen und 50% blaßroten Pflanzen bestehende F_1-Generation ergeben.

Für diese Erscheinung, daß eine Rasse gewisse mendelnde Erbeinheiten enthalten kann, ohne daß man ihr das ansieht, hat TSCHERMAK (379) seinerzeit den Terminus Kryptomerie vorgeschlagen. Man müßte also danach z. B. sagen, die weißen *Antirrhinum*-Rassen mit der Formel **bbFFCC** (Kategorie 11) enthalte „kryptomer" den Faktor für rote Farbe (**F**).

Analoge Fälle sind, wie gesagt, bei sehr zahlreichen anderen Organismen Pflanzen und Tieren (Hühnern z. B.) bekannt. Wir wissen so, daß unter Umständen zwei bei Inzucht völlig konstante weiße Rassen von Hühnern bei der Kreuzung sehr lebhaft gefärbte Tiere geben, die dann weiterhin aufmendeln in 9 gefärbt : 7 weiß.

Es macht vielleicht manchem Schwierigkeiten, sich zurecht zu legen, wie ein Faktor, so wie hier der Faktor F, sich nur dann äußern kann, wenn auch ein anderer Faktor gegenwärtig ist.

Man kann sich aber zur Erleichterung des Verständnisses die Sache folgendermaßen vorstellen:

Die rote Farbe entstehe dadurch, daß eine farblose Vorstufe des Farbstoffes, sagen wir einmal sein Leukokörper, in Verbindung mit einem anderen Stoffe tritt, etwa einem Enzym. Nun seien „Fähigkeit zur Bildung des Leukokörpers" und „Fähigkeit zur Bildung des Enzyms" zwei ganz verschiedene Dinge. Es gäbe Rassen, welche zwar die Fähigkeit zur Leukokörperbildung besitzen, aber nicht die Fähigkeit zur Bildung des Enzymes. Und ebenso gäbe es Rassen, welche zwar das Enzym, aber nicht den Leukokörper erzeugen. Keine der beiden Rassen wird infolgedessen rote Farbe produzieren können, aber wenn man

Digitized by Google

die beiden Rassen kreuzt, dann vereinigt man dadurch in einem Individuum die **beiden** Fähigkeiten und der Bastard wird jetzt rote Farbe produzieren.

In der Nachkommenschaft des Bastardes, also in F_2, werden aber die beiden Fähigkeiten unabhängig mendeln, und es müssen jetzt Individuen entstehen, welche beide Fähigkeiten, Individuen, die nur je eine und endlich auch Individuen, die keine der beiden Fähigkeiten besitzen. Wenn man sich von dem Hergang in dieser oder ähnlicher Weise ein Bild macht, bietet er nichts Auffälliges mehr.

a b

Fig. 17. Pelorische Rassen von *Antirrhinum majus*.
a Rasse mit pelorischen und normalen Blüten auf der gleichen Pflanze; b Rasse mit nur pelorischen Blüten.

Analoge Erscheinungen beobachtet man nun nicht bloß bei der Kreuzung von Rassen, die Färbungsunterschiede aufweisen, sondern auch sonst, bei allen möglichen andern Eigenschaften. In ganz entsprechender Weise, wie das Entstehen von roter Farbe bei *Antirrhinum* davon abhängt, ob die beiden Erbeinheiten **F** und **B** in einem Individuum enthalten sind oder nicht, hängt auch z. B. die Ausbildung der gewöhnlichen zygomorphen Blütenform bei *Antirrhinum* ab von zwei Faktoren: **P** und **E**.

Den einen davon, **E** haben wir schon kennen gelernt, alle Pflanzen, die diesen Faktor **nicht** enthalten, die also **ee** in der Formel führen,

Digitized by Google

haben nur radiär pelorische Blüten wie die auf Taf. III und in Fig. 17b abgebildeten.

Voraussetzung für völlig normale Blüte ist aber ein weiterer Faktor **P**. Pflanzen, die zwar **E**, aber nicht **P** enthalten, also **EEpp** in der Formel haben, tragen nebeneinander pelorische und normale Blüten wie Fig. 17a. Ausschließlich zygomorphe, normale Blüten tragen nur die Individuen, die sowohl **E** wie **P** wenigstens einmal enthalten. Wenn wir nun z. B. haben: eine Rasse von der Formel **EEpp** mit pelorischen und zygomorphen Blüten auf der gleichen Pflanze (Fig. 17a), und eine zweite Rasse **eePP** mit ausschließlich radiär pelorischen Blüten (Fig. 17b), und wenn wir diese Rassen kreuzen, so bekommen wir eine F_1-Generation von der Formel **EePp**, die jetzt nur völlig normale Blüten trägt. F_2 dieser Kreuzung besteht dann aus:

1. Pflanzen mit nur normalen
2. Pflanzen mit normalen und pelorischen
3. Pflanzen mit nur pelorischen

Blüten im theoretischen Verhältnis 9 : 3 : 4. In einem entsprechenden Versuche (S. 10. 375.) wurden in F_2 gefunden:

1.	Pflanzen mit nur normalen Blüten	70
2.	„ „ normalen und pelorischen Blüten	13
3.	„ „ nur pelorischen Blüten	45.

Diese Zahlen stimmen sehr schlecht mit den theoretischen. Aber das rührt wohl sicher daher, daß die beiden letzten Kategorien transgredierend fluktuieren, insofern als schlecht genährte Pflanzen, die in die Kategorie 2 gehören, und die also eigentlich normale und pelorische Blüten tragen müßten, nur pelorische Blüten ausbilden. Derartige Individuen werden natürlich bei der empirischen Auszählung für Individuen der Kategorie 3 gehalten und als solche in Rechnung gestellt. Die Folge ist wiederum, daß im Versuch scheinbar die Kategorie 2 zu wenig und die Kategorie 3 zu viel Individuen aufweist. Um sichere Zahlen zu bekommen, müßte man auch hier den Weg der F_3-Analyse einschlagen, der S. 65 beschrieben ist.

Diese Erscheinung, daß man durch Kreuzung zweier Rassen einer Tier- oder Pflanzenart einen Bastard bekommt, der ein ganz anderes Aussehen zeigt als die Elternrassen — und zwar sehr häufig dasjenige der Stammart der gekreuzten Rassen — ist den Tier- und Pflanzenzüchtern schon lange bekannt gewesen, man hat sie aber früher nicht deuten können, und hat, damit die Sache wenigstens einen Namen hat, den Terminus „Atavismus nach Bastardierung“ oder kurz „Bastardatavismus“ geschaffen.

Digitized by Google

Es hat sich nun gezeigt, daß alle bisher genau untersuchten Fälle von Bastardatavismus sich in ganz analoger Weise erklären wie der „Bastardatavismus" nach der ursprünglichen roten Löwenmaulfarbe, den wir in der oben besprochenen Kreuzung von einer weißen mit einer elfenbeinfarbigen Rasse kennen gelernt haben.

In den letzten Jahren sind zahlreiche Tiere und Pflanzen in langwierigen Kreuzungsversuchen auf ihre Erbeinheiten hin untersucht worden. Vor allem durch die Arbeiten des englischen Zoologen BATESON und seiner Mitarbeiter und Mitarbeiterinnen, von denen besonders PUNNETT und Miß SAUNDERS genannt seien, ferner durch CORRENS und viele andere ist eine Fülle von Material zutage gebracht worden und sind viele früher rätselhafte Erscheinungen aufgeklärt worden.

Wir wissen heute, daß die mendelnden Erbeinheiten etwas ganz anderes sind als die äußerlich sichtbaren Merkmale. Man kann diese Erbeinheiten nur erkennen durch zahlreiche Kreuzungsversuche. Das ist eine sehr mühsame Arbeit, aber es zeigt sich, daß man tatsächlich eine Spezies soweit auf ihre Erbeinheiten hin analysieren kann, daß man auch die kompliziertesten Kreuzungsergebnisse glatt versteht und daß man die Resultate seiner Versuche ganz sicher vorhersagen kann.

Vorlesung VI

Beispiele von „Bastardanalysen". — Antirrhinum majus. — Mäuse (Haarfarbe). — Kammform der Hühner. — Mensch. — Verhältnisse bei Panmixie in F_2, F_3 usw.

Die Erkenntnis, daß „das was mendelt", die „Erbeinheiten" oder „Gene" etwas ganz anderes sind, als das, was wir als Farben, Formen, überhaupt als äußere Eigenschaften eines Organismus wahrnehmen, hat es erst ermöglicht, derartige schon etwas komplizierte Fälle von Bastardspaltung zu verstehen und zu berechnen, wie wir sie in der letzten Vorlesung besprochen haben.

Wie weit man heute schon mit derartigen Analysen gekommen ist, das ist sehr schön zu demonstrieren an Löwenmaul *Antirrhinum*, als der am besten analysierten Pflanze.

Es gibt von *Antirrhinum* eine große Zahl, über 100, verschiedene Farbenrassen schon im Handel. In Wirklichkeit ist die Zahl der unter-

Digitized by Google

scheidbaren Rassen noch viel größer, beträgt ein vielfaches davon. Diese Farbensippen sind durch Miß WHELDALE (410, 412, 414) und mich (21) auf ihre Erbeinheiten hin analysiert worden und die Sachlage ist danach folgende: Alle diese Farbenrassen werden bedingt durch eine verhältnismäßig kleine Zahl, etwa 15, unabhängig mendelnde Erbeinheiten, von denen einige der wichtigsten im Nachstehenden genannt seien.

B Grundfaktor für jegliche Farbe überhaupt. Alle **bb**-Pflanzen haben rein weiße Blüten (Fig. 1 Taf. I). Für sich allein, also ohne die Einwirkung anderer Erbeinheiten, wie **C**, **F** usw., bewirkt **B** eine gelbe Farbe wie in Fig. 1 Taf. I abgebildet.

C Wandelt die durch B erzeugte gelbe Farbe in ein ganz schwaches gelblichweiß „elfenbeinfarbig" um (Fig. 3 Taf. I).

F Bewirkt in Pflanzen, welche auch den Faktor B enthalten, eine zarte rosa Färbung auf dem Rücken der Oberlippe. Eine Pflanze **BBCCFF** ist in Fig. 27 u. 28 Taf. I abgebildet. Eine Pflanze mit **BBccFF** sieht ähnlich aus, aber die Grundfarbe der Blüte ist hier (wegen **cc**) nicht elfenbein, sondern gelb.

A Beeinflußt den Farbenton der durch **F** in Verbindung mit **B** hervorgebrachten Rotfärbung. Alle Pflanzen mit **AA** oder **Aa** sind etwas dunkler und haben eine andere, schwer beschreibbare Nuance von rot. (Näheres nachher bei Faktor **M**.) Dieser Faktor **A** modifiziert in ganz analoger Weise auch alle übrigen durch die folgenden Faktoren bewirkten verschiedenen roten Blütenfarben.

R Bewirkt zusammen mit **B** und **F** eine Färbung, die als fleischfarbig bezeichnet wird, Fig. 4—6 Taf. I. Je nach der Gegenwart oder dem Fehlen von **C** haben wir fleischfarbig auf elfenbein Grund oder fleischfarbig auf gelbem Grund. Fleischfarbig auf gelbem Grund **BBccFFAARR** ist in Fig. 4 Taf. I abgebildet. Fig. 5 u. 6 Taf. I ist dagegen fleischfarbig von der Formel **BBCCFFAARR**. Je nachdem, ob **AA** bezw. **Aa** oder aber **aa** vorliegt, hat dieses Fleischfarbig deutlich verschiedene Farbentöne. Ohne Gegenwart von **B** und **F** bleibt **R** völlig wirkungslos. Eine Pflanze von der Formel **bbCCFFAARR** ist also weiß, eine von der Formel **BBCCffAARR** ist elfenbein usw.

M Bewirkt zusammen mit **B**, **F** und **R** eine rote Färbung. Der Ton dieses Rot wird sehr wesentlich beeinflußt durch die Faktoren **A** und **C**. So ist eine Pflanze von der Formel **BBCCFFaaRRMM** in Fig. 14 Taf. I abgebildet; eine mit der Formel **BBCCFFAARRMM**, die also nur durch die Erbeinheit **A** verschieden davon ist, sieht aus wie Fig. 7 Taf. I. Ganz entsprechend diesem Unterschiede im Farbenton zwischen dem **A**-rot und dem **a**-rot sind auch die

Digitized by Google

Unterschiede zwischen **A**-fleischfarbig und **a**-fleischfarbig. Je nach der Gegenwart oder dem Fehlen von **C** ist der Ton des Rot ein mehr blauroter oder ein mehr gelbroter. Fig. 7 Taf. I ist eine **CC**-Pflanze, Fig. 8 Taf. I eine **cc**-Pflanze. In Pflanzen, welche nicht auch gleichzeitig die Erbeinheiten **BFR** enthalten, bleibt **M** völlig wirkungslos. Eine Pflanze von der Formel **bbCCFFAARRMM** ist weiß, eine von der Formel **BBCCFFAArrMM** ist rosarücken und nicht etwa rot. Es muß also die Faktorenkette **BFR** geschlossen vorhanden sein, damit **M** sich äußern kann.

L Bewirkt mit **B, F, R** und **M** eine noch dunklere Rot-Färbung, eine Pflanze von der Formel **BBFFAACCRRMMLL** ist in Fig. 10 Taf. I abgebildet, die entsprechende **aa**-Pflanze in Fig. 15.

Derartige Faktoren, die alle die Blütenfarbe mehr oder weniger stark beeinflussen, sind nun noch außer den hier genannten zahlreiche andere bekannt. Ich will hier nicht eine Aufzählung aller bisher bekannter geben, das ist nicht nötig, um das Prinzip verständlich zu machen. Nur zwei seien hier noch genannt, nämlich:

G Eine Erbeinheit, die das durch die Faktoren **B, F, A, R** usw. hervorgerufene Rot stark ändert. Alle Pflanzen, die **G** enthalten, zeigen das Rot nicht als homogene einheitliche Farbe, sondern eigentümlich verwaschen „*picturatum*“ wie die Gärtner sagen. So sieht eine Pflanze von der Formel **BBCCFFAARRMMLLGG** aus wie Fig. 12 Taf. I, während die entsprechende **gg**-Pflanze in Fig. 10 Taf. I abgebildet ist. In analoger Weise ist Fig. 21, die **GG**-Form zu Fig. 9. Ebenso gibt es natürlich auch entsprechende picturatum-Pflanzen mit **aa**-rot als Farbe und die verschiedenen Kategorien von fleischfarbig kommen auch als homogen gefärbt und als picturatum vor.

D Ist ebenfalls ein Faktor, der in allen irgend wie rot oder rötlich gefärbten Pflanzen sich äußert. Es haben nämlich alle Pflanzen ohne diesen Faktor, also alle **dd**-Individuen eine elfenbeinfarbige Röhre der Blüte, während bei allen **DD**-Pflanzen die Röhre der Blüte in ähnlicher Weise gefärbt ist wie die Lippen der Blüten. So ist Fig. 16 z. B. die **dd**-Form zu Fig. 7, Fig. 20, die **dd**-Form zu Fig. 12 usw.

Es ist klar, daß allein durch die verschiedenen Kombinationen dieser neun hier genannten Erbeinheiten schon eine sehr große Mannigfaltigkeit von Färbungen ermöglicht wird. Es gibt z. B. alle fleischfarbigen, roten usw. Farben als **D**- und als **d**-Formen, also mit und ohne gefärbte Röhre. Es gibt alle + — roten Rassen als **G**- und als **g**-Form, d. h. picturatum und homogen gefärbt usw.

Digitized by Google

Es ist heute möglich, alle die zahllosen unterscheidbaren Farbenrassen von *Antirrhinum majus* auf eine kleine Zahl solcher Erbeinheiten zurückzuführen, und auch sehr komplizierte Kreuzungsresultate zu verstehen.

Ich will hier nur einen solchen Kreuzungsversuch herausgreifen und zeigen, wie vollkommen übersichtlich durch die Präzisierung der Erbeinheiten die sonst völlig unverständlichen Erblichkeitsverhältnisse bei Kreuzung verschiedener Rassen sind. Ein solcher Versuch ist auf Taf. V abgebildet. Die zur Kreuzung verwendeten Rassen unterscheiden sich hier außer durch Erbeinheiten der Farbe auch noch durch eine Erbeinheit der Blütenform. Ebenso wie nämlich die Farbe der Blüten bedingt wird durch eine Anzahl mendelnder Erbeinheiten, ebenso gilt dies, wie wir schon in Vorl. V gehört haben, auch für die Blütenform. Hier sei aber nur eine dieser Erbeinheiten noch einmal genannt, nämlich der Faktor **E**, einer der Grundfaktoren für zygomophorphe Blütenform. Alle **ee**-Pflanzen haben radiär pelorische Blüten.

Die beiden in dem auf Taf. V abgebildeten Versuche verwendeten P_1-Pflanzen hatten folgende Formeln:

1. Die gelbe Pflanze: **BBccffAARRMMllGGddEE.**

Sie blüht gelb, weil ihr der Faktor **F** fehlt, deswegen bleiben die nachgeordneten Faktoren für die höheren Stufen der roten Färbung **R**, **M**, **G** usw. wirkunglos. Daß die Pflanze **dd** war, konnte man ihr äußerlich nicht ansehen, da dieser Faktor nur eine vorhandene rote Farbe beeinflußt. Daß aber diese Pflanze **dd** und **ll** in der Formel hatte, war aus früheren mit dieser Pflanze vorgenommenen Kreuzungsversuchen sicher bekannt. Ebenso war auch durch frühere Kreuzungsversuche schon festgestellt, daß diese gelbe Pflanze **GG** war, was man ihr äußerlich auch nicht ansehen konnte. Bei Kreuzung mit homogen roten Rassen hatte F_1 immer deutlich die picturatum Färbung gezeigt.

2. Die rote pelorische Pflanze: **BBCCFFAARRMMllggDDee.**

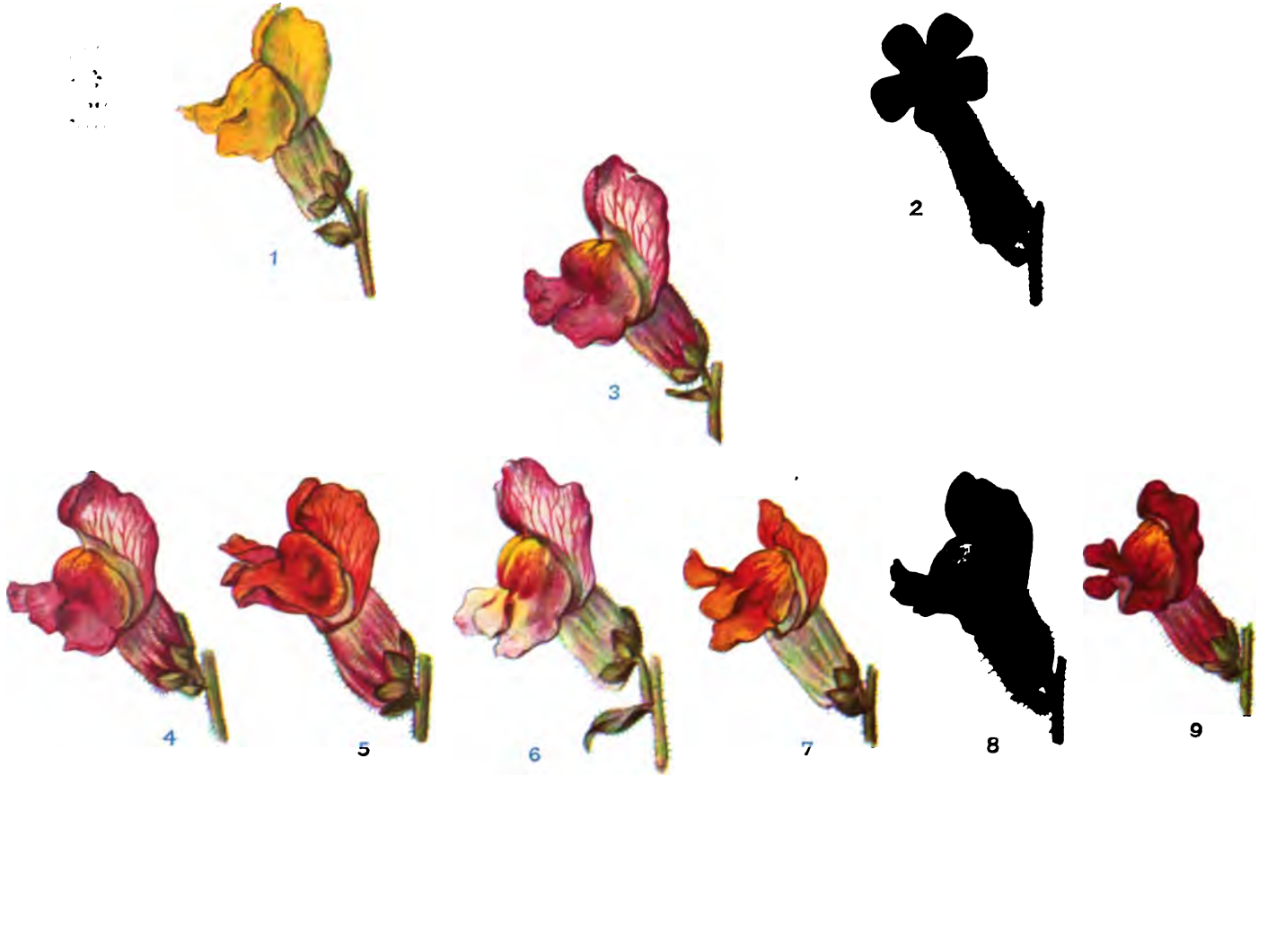
Daß diese Formel zutraf, war ebenfalls aus früheren mit dieser Pflanze vorgenommenen Vererbungs- und Kreuzungsversuchen ganz sicher bekannt.

Die durch die Kreuzung der beiden P_1-Pflanzen entstandene F_1-Pflanze mußte auf Grund der Formel der Eltern die Formel **BBCcFfAARRMMllGgDdEe** haben, war also heterozygotisch in 5 Erbeinheiten: **Cc**, **Ff**, **Gg**, **Dd**, **Ee**.

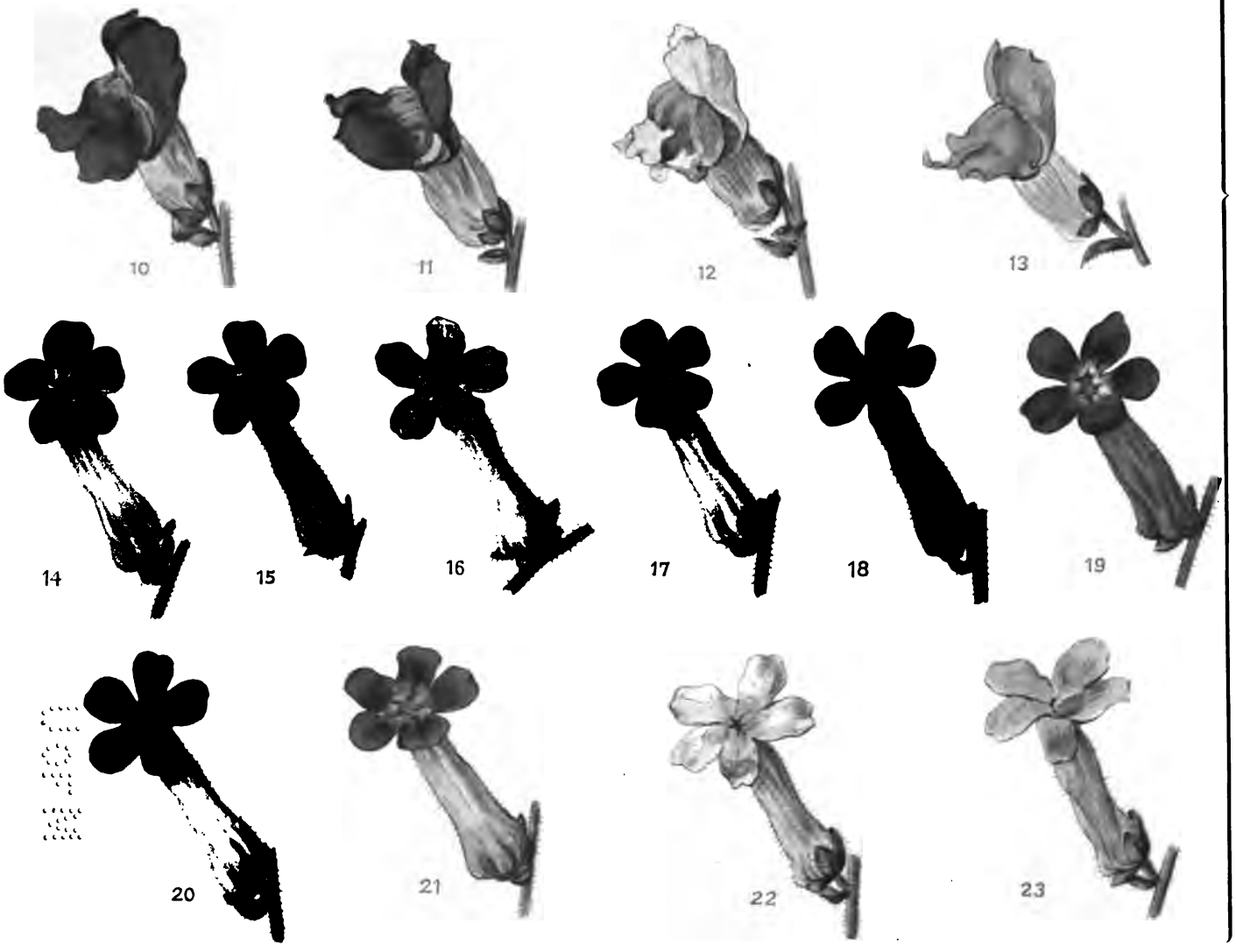
Organismen, welche heterozygotisch sind in 5 Erbeinheiten, bilden $2^5 = 32$ verschiedene Kategorien von Sexualzellen, und diese können sich in $32^2 = 1024$ verschiedenen Kombinationen vereinigen. D. h. wir müssen in der Deszendenz eines solchen selbstbefruchteten

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google



F 2

Digitized by Google

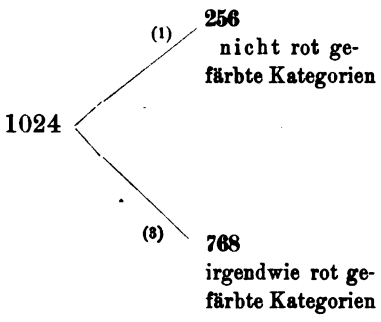
Digitized by Google

Bastardes **1024** verschiedene Kategorien von Individuen erwarten.

Wie diese verschiedenen Kategorien aussehen, und in welchen Zahlenverhältnissen die äußerlich unterscheidbaren Kategorien auftreten, das könnten wir so feststellen, wie wir es bisher in den früheren Beispielen immer getan haben, wir könnten lege artis kombinieren und alle möglichen Kombinationen in Form des üblichen Quadrates (S. 62 z. B.) aufschreiben. Das wäre aber ein sehr umständlicher Modus, der natürlich nicht mehr zweckmäßig ist, wenn man mit so komplizierten Spaltungen arbeitet. Man geht hier ganz anders vor, und es soll gerade eine Hauptaufgabe dieses Beispieles sein, diese Methode zu zeigen. Man geht in der Weise vor, daß man nacheinander die Faktoren in Rechnung zieht.

Zu erwarten sind, wie gesagt, 1024 Kategorien. Von diesen 1024 Kategorien müssen nun $^1/_4 = 256$ **ff** sein, können deswegen keinerlei rote Färbung zeigen. Wir können also einteilen nach Formel I.

Formel I.



Ziehen wir weiterhin den Faktor **C** in Rechnung, so müssen von den 1024 ebenfalls wieder $^1/_4$ **cc** sein, d. h. gelb oder „auf gelbem Grunde", die übrigen $^3/_4$ dagegen elfenbein oder auf elfenbein Grunde gefärbt sein. Wir können daher auch sagen, von den 256 nicht roten sind $^1/_4 = 64$ gelb und $^3/_4 = 192$ elfenbein. Von den irgendwie rot gefärbten Kategorien sind entsprechend $^1/_4 = 192$ auf gelben Grunde, $^3/_4 = 576$ auf elfenbeinfarbigem Grunde gefärbt. Wir können also jetzt die 1024 Kategorien schon eine Stufe weiter teilen (Formel II).

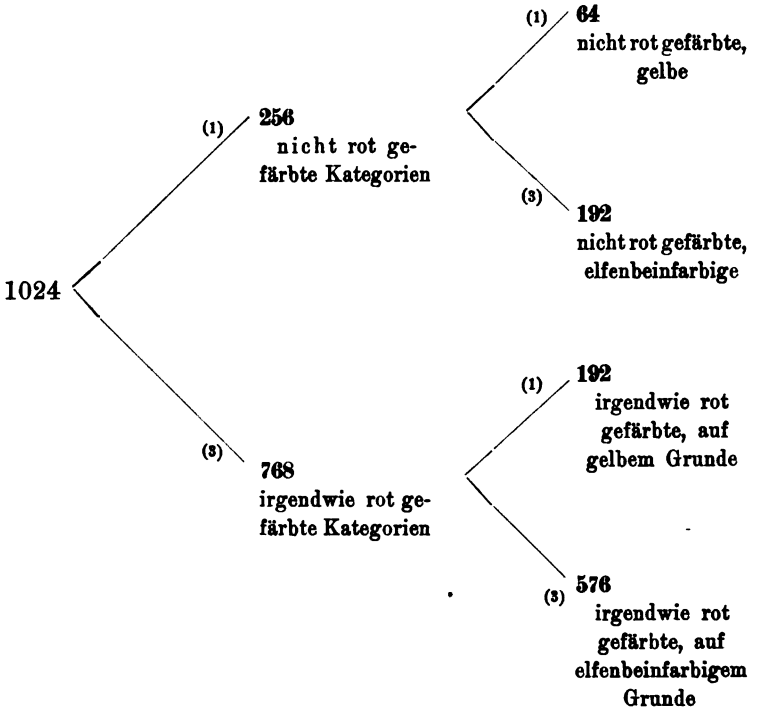
Als nächster Faktor komme jetzt **E**. Auch hier sind wieder $^1/_4$ aller F_1-Pflanzen **ee**, d. h. pelorisch und $^3/_4$ **EE** oder **Ee**, d. h. normal. In dieser Weise folgt eine weitere Teilung der 1024 F_2-Kategorien (Formel III).

Es bleiben jetzt noch die Faktoren **D** und **G** übrig, die sich in den nicht roten Individuen überhaupt nicht äußern, mit anderen

Digitized by Google

Worten, wir haben weitere äußerlich unterscheidbare Kategorien von elfenbeinfarbig und von gelb nicht mehr zu erwarten. Dagegen die irgend wie rot gefärbten Kategorien können noch zwei weitere Male geteilt werden. Zunächst für den Faktor **D**: es werden alle **dd**-Individuen, also $^1/_4$ aller rot gefärbten, eine elfenbeinfarbige Röhre haben.

Formel II.



Wir bekommen dadurch eine weitere Stufe der Aufteilung, wie aus dem nachstehenden endgültigen Teilungsschema ersichtlich ist. Es bleibt dann nur noch für den Faktor **G**, eine weitere Teilung vorzunehmen. Auch hier müssen $^1/_4$ aller rot gefärbten Pflanzen **gg** sein, d. h. homogene Färbung aufweisen. Die entsprechende Teilung der schon bisher unterschiedenen Kategorien ergibt dann jetzt als endgültiges Resultat das in Formel IV dargestellte Bild.

Mit anderen Worten, wir müssen erwarten, daß in F_2 dieser Kreuzung **20** äußerlich verschiedene Kategorien von Löwenmäulern in der relativen Häufigkeit vorkommen, welche die in ( ) beigefügte Zahl angibt (s. S. 82).

Das ist nun (wie die Tabelle zeigt) im Versuch wirklich auch nahezu alles der Fall gewesen. Es traten von den 20 theoretisch erwarteten Kategorien 19 Kategorien auf, nur die Kategorie 6 war nicht

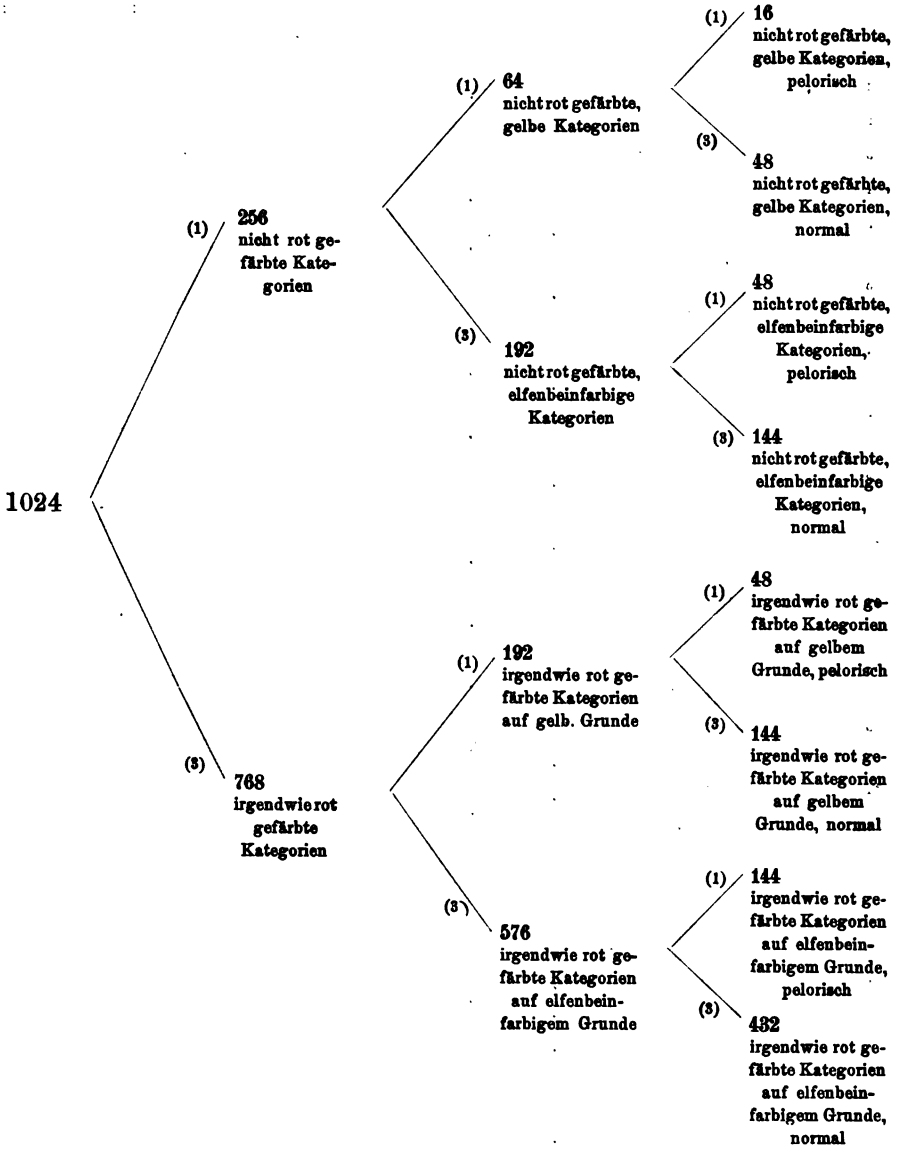
Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

vertreten. Diese fehlende Kategorie 6 ist aber in einigen anderen Versuchen auch herausgemendelt, daß sie gerade in dem hier genannten

Formel III.



Versuch fehlte, hängt sicher nur damit zusammen, daß doch eine nur relativ kleine Zahl von Individuen (199) herangezogen waren in Anbetracht einer so komplizierten Spaltung. Auch das Zahlenverhältnis,

Digitized by Google

F_2-Kategorien:		Theoretische Verhältniszahl, welche die relative Häufigkeit angibt, in welcher derartig gefärbte Individuen gefunden werden müssen:	Theoretisch für die Summe der Versuchspflanzen:	Im Versuch S. 10. 428 wurden gefunden:
[1]) gelb pelorisch	= Fig. 23 [1])	*(16)*	*3,109376*	2
[2]) gelb normal	= Fig. 13	*(48)*	*9,328128*	13
[3]) elfenbeinfarbig pelorisch	= Fig. 22	*(48)*	*9,328128*	12
[4]) elfenbeinfarbig normal	= Fig. 12	*(144)*	*27,984384*	25
[5]) rot auf gelbem Grunde, elfenb. Röhre, pelor., homogen gefärbt	= Fig. 21	*(3)*	*0,583008*	1
[6]) rot auf gelbem Grunde, elfenb. Röhre, pelorisch, picturatum	= Fig. 17	*(9)*	*1,749024*	0
[7]) rot auf gelbem Grunde, rote Röhre, pelorisch, homogen gef.	= Fig. 19	*(9)*	*1,749024*	2
[8]) rot auf gelbem Grunde, rote Röhre, pelorisch, picturatum	= Fig. 15	*(27)*	*5,247072*	9
[9]) rot auf gelbem Grunde, elfenb. Röhre, normal, homogen gef.	= Fig. 11	*(9)*	*1,749024*	3
[10]) rot auf gelbem Grunde, elfenb. Röhre, normal, picturatum	= Fig. 7	*(27)*	*5,247072*	5
[11]) rot auf gelbem Grunde, rote Röhre, normal, homogen gef.	= Fig. 9	*(27)*	*5,247072*	5
[12]) rot auf gelbem Grunde, rote Röhre, normal, picturatum	= Fig. 5	*(81)*	*15,741216*	15
[13]) rot auf elfenbein Grund, elfenb. Röhre, pelorisch, homogen gef.	= Fig. 20	*(9)*	*1,749024*	2
[14]) rot auf elfenbein Grund, elfenb. Röhre, pelorisch, picturatum	= Fig. 16	*(27)*	*5,247072*	3
[15]) rot auf elfenbein Grund, rote Röhre, pelorisch, homogen gef.	= Fig. 18	*(27)*	*5,247072*	4
[16]) rot auf elfenbein Grund, rote Röhre, pelorisch, picturatum	= Fig. 14	*(81)*	*15,741216*	18
[17]) rot auf elfenbein Grund, elfenb. Röhre, normal, homogen gef.	= Fig. 10	*(27)*	*5,247072*	4
[18]) rot auf elfenbein Grund, elfenb. Röhre, normal, picturatum	= Fig. 6	*(81)*	*15,741216*	20
[19]) rot auf elfenbein Grund, rote Röhre, normal, homogen gef.	= Fig. 8	*(81)*	*15,741216*	10
[20]) rot auf elfenbein Grund, rote Röhre, normal, picturatum	= Fig. 4	*(243)*	*47,223648*	46
			Sa	199

[1]) Auf Tafel V.

Digitized by Google

in dem diese verschiedenen Kategorien im Versuch auftraten, stimmt ganz überraschend gut mit dem theoretisch erwarteten, wie ein Vergleich der beiden letzten Kolumnen der vorstehenden Tabelle zeigt.

Solche Kreuzungen sind von Miss WHELDALE (410, 412, 414) und mir (21) in großer Zahl ausgeführt worden. Es hat sich gezeigt, daß auf Grund der von uns erkannten Erbeinheiten die Resultate vollkommen verständlich sind und noch mehr, daß man — wenn man die P_1-Pflanzen schon kennt — das Resultat der Versuche mit aller Sicherheit vorhersagen kann.

In natura sieht ein F_2-Beet einer derartigen Kreuzung nun noch viel bunter aus, als die Tafel andeutet. Das kommt daher, daß auch z. B. die **FF**- und die **Ff**-Pflanzen meist deutlich unterscheidbar sind, wir haben also auch überall unter den als rot gezählten Pflanzen in Wirklichkeit noch rote und blaßrote im Verhältnis von 1 : 2. Ferner sind die **EE**- und die **Ee**-Pflanzen oft auch äußerlich unterscheidbar, die **Ee**-Pflanzen haben im Durchschnitt eine kleinere Oberlippe als die **EE**. Auch die **GG**- und die **Gg**-Individuen kann ein geübtes Auge fast immer unterscheiden. Das macht schon **54** äußerlich verschiedene Sorten von Individuen. Der erste Eindruck, den ein derartiges Beet macht, ist der einer ganz hoffnungslos komplizierten Formen- und Farbenmannigfaltigkeit.

Ebenso wie die Blütenfarben von *Antirrhinum majus* heute schon sehr weitgehend auf ihre Erbeinheiten hin analysiert sind, ebenso hat sich auch die Formenmannigfaltigkeit der Blüten auf eine relativ kleine Zahl von Erbeinheiten zurückführen lassen. In diesem eben besprochenen Versuch war nur von der Erbeinheit **E** die Rede, aber früher haben wir auch schon von einer weiteren Erbeinheit **P** gehört, und so sind noch eine Reihe weiterer Erbeinheiten bekannt. Das gleiche, was für die Blütenfarbe und Blütenform gilt, gilt auch für alle übrigen Eigenschaften. Die Unterschiede im Wuchs, Behaarung, Blattfarbe, ferner in physiologischen Eigenschaften, wie Selbstfertilität z. B. beruhen mit wenigen später noch zu besprechenden Ausnahmen auf bestimmten mendelnden Erbeinheiten.

Diese Erbeinheiten sind nun aber keineswegs definitive „Einheiten", sondern immer nur rein temporäre. Über diesen Punkt müssen wir uns ganz klar sein und auf die Besprechung dieser Frage wollen wir jetzt zunächst eingehen. Es erleichtert wohl am meisten

Digitized by Google

das Verständnis der Sachlage, wenn wir uns einmal überlegen, wie wir überhaupt dazu kommen, eine solche Erbeinheit zu formulieren. Zu dem Zweck wollen wir bei unserm alten Schulbeispiel *Antirrhinum* bleiben. Wir wollen einmal hören, auf welche Weise die mendelnden Erbeinheiten der Blütenform erkannt worden sind. Das wird hoffentlich dann das Prinzip sofort erkennen lassen.

Es ist uns schon bekannt, daß es Rassen mit völlig radiären Blüten gibt, die mit normalen Rassen gekreuzt, regelrecht aufmendeln. Eine solche Beobachtung führt natürlich dazu, eine Erbeinheit zu formulieren, die heißt „Fähigkeit zur Bildung normaler Blüten". Rassen, die diese Fähigkeit nicht haben, blühen radiär pelorisch. Diese Erbeinheit haben wir **E** genannt. Nun gibt es aber auch Rassen mit noch anderen Blütenformen, z. B. eine Rasse mit Blüten, wie die in Fig. 14c abgebildete. Kreuzt man diese mit Rassen mit normalen Blüten, so ist auch hier F_1 normal und F_2 besteht aus $^3/_4$ Pflanzen mit normalen Blüten und $^1/_4$ Pflanzen, die Blüten haben wie Fig. 14c. Diese Beobachtung zwingt uns zu der Annahme, daß die normale zygomorphe Form der Blüte doch nicht bloß von einer Erbeinheit abhängt, sondern mindestens noch von einer zweiten, deren Fehlen eben die in Fig. 14c abgebildete Blütenform bedingt. Jetzt ist die Frage, wie müssen diese beiden Erbeinheiten der Blütenform formuliert werden? Das ist erst festzustellen durch eine weitere Kreuzung, nämlich durch die Kreuzung der bekannten pelorischen radiären Rasse mit dem in Fig. 14c abgebildeten Schlitzer. Eine derartige Kreuzung ergibt in F_1 nun eine völlig normale, rein zygomorphe Blütenform und in F_2 eine Aufspaltung in 9 Teile zygomorphe Blüten, 3 Teile Schlitzer, 4 Teile radiäre Pelorien. Damit ist die Formulierung der beiden Erbeinheiten ermöglicht. Wir können jetzt unterscheiden:

1. Eine Erbeinheit — schon früher als **E** bezeichnet: Fähigkeit zygomorphe Blüten auszubilden, deren weitere Form im einzelnen aber noch von einer anderen Erbeinheit, die wir etwa **S** heißen wollen, abhängt. Alle Pflanzen, die diese Erbeinheit **E** nicht enthalten, blühen radiär pelorisch.
2. Eine Erbeinheit **S**: Fähigkeit, die durch das Vorhandensein von **E** ermöglichten zygomorphen Blüten in ganz normaler Weise auszubilden. Alle Pflanzen, die diese Erbeinheit **S** nicht enthalten, haben zwar zygomorphe Blüten aber nicht normale Blütenform, sondern die Schlitzerform von Fig. 14c.

Wir können jetzt auch sagen, Pflanzen mit konstant völlig normalen zygomorphen Blüten haben die Formel **EESS**, die alte radiäre pelorische Rasse ist **eeSS** und die in Fig. 14c abgebildete Rasse ist **EEss**.

Digitized by Google

Also so lange wir nichts von der in Fig. 14c abgebildeten Rasse wußten, hatten wir auch keine Ahnung, daß die bis dahin angenommene einzige Erbeinheit der Blütenform nichts Einheitliches sei, sondern daß zwei Erbeinheiten vorlagen, d. h. die Erkennung einer Erbeinheit ist nur dann möglich, wenn wir eine Rasse finden, welche diese Erbeinheit nicht enthält. Daraus folgt aber natürlich, daß die Zahl der uns bekannten Erbeinheiten einer Species nie etwas Definitives ist, sondern wir müssen immer damit rechnen, daß wir durch Analyse weiterer Rassen eine bis dahin einheitlich scheinende Grundeigenschaft, d. h. Erbeinheit, weiter werden zerlegen können.

In ähnlicher Weise wie *Antirrhinum majus* sind heute auch schon zahlreiche andere Pflanzen und Tiere auf ihre Erbeinheiten hin analysiert worden. Eines der am besten analysierten Tiere ist die Maus, vor allen Dingen die Erbeinheiten der Haarfarbe sind hier ziemlich genau bekannt. Ich will hier nur sieben davon anführen, um einige einfache Kreuzungsversuche verständlich machen zu können.

Ich formuliere die Erbeinheiten dabei so, wie es HAGEDOORN auf Grund sehr umfangreicher Kreuzungsversuche vorschlägt[1]). Im wesentlichen ist das die Formulierung, welche von Miß DURHAM (123) zuerst ausgebaut und dann von PLATE (275) und HAGEDOORN (163, 165) durch Einführung neuer Faktoren ergänzt worden ist.

A Grundfaktor für Pigmentbildung überhaupt. Alle **aa**-Tiere sind Albinos, haben weiße Haare und rote Augen. Für sich allein ohne den Faktor **B** macht **A** gelbe Haarfarbe.
(Diesen Faktor bezeichnen Miss DURHAM und PLATE mit **C**, HAGEDOORN mit **Y**).

B Ändert die durch **A** verursachte gelbe Haarfarbe zu braun, eine Maus von der Formel **AAbb** ist gelb, eine von der Formel **aaBB** ist weiß. **AABB** ist braun.
(Von PLATE wird dieser Faktor **Y**, von HAGEDOORN **Br** genannt).

C Verändert die durch **A** und **B** verursachte braune Haarfarbe in schwarz. Gegenwart von **A** und **B** ist also Voraussetzung dafür, daß **C** wirksam werden kann. Eine Maus von der Formel **AABBCC** ist schwarz, eine von der Formel **AAbbCC** dagegen ist gelb usw.
(Von Miss DURHAM und PLATE wird dieser Faktor als **B**, von HAGEDOORN als **Bl** bezeichnet).

D Macht die durch die vorhergenannten Faktoren bedingte Farbe intensiver. Eine Maus von der Formel **AABBCCDD** ist schwarz, eine von der Formel **AABBCCdd** dagegen „blau", eine von der

---

[1]) Nach mündlichen und brieflichen Mitteilungen.

Digitized by Google

Formel **AABBccDD** ist braun, eine von der Formel **AABBccdd** dagegen ist heller braun, „silber fawn" in der Terminologie der Liebhaber.

(Von Miss DURHAM und PLATE wird dieser Faktor als **D**, von HAGEDOORN als **C** bezeichnet).

E Ein weiterer Faktor, welcher Voraussetzung für eine satte intensive Färbung ist. Fehlen dieses Faktors bedingt, daß die im übrigen durch die Faktoren **ABC** usw. verursachten Färbungen heller sind. Eine Maus von der Formel **AABBCCDDEE** ist schwarz, eine von der Formel **AABBCCDDee** ist „lilac", d. h. ein blasses Schwarz, das von dem Blau deutlich verschieden ist. Alle **ee**-Tiere haben rote oder fast rote Augen.

(Von HAGEDOORN wird dieser Faktor als **J** bezeichnet).

F Ein Faktor, dessen Fehlen das Auftreten zahlreicher weißer Haare zwischen den gemäß der übrigen Formel des Tieres gefärbten andern Haaren hervorruft. Ein Tier von der Formel **AABBCCDDEEff** ist schwarz, mit zahlreichen weißen Haaren, die einen silbrigen Farbenton hervorrufen.

(Von HAGEDOORN wird dieser Faktor als **D** bezeichnet.)

G Agouti-Faktor, bedingt, daß die Haare nicht in ihrer ganzen Länge gleichmäßig gefärbt sind, sondern daß jedes Haar zonenweise abwechselnd hell und dunkel gefärbt ist. Diese Haarzeichnung bedingt die „Wildfarbe" oder „Agoutifärbung", wie man meistens sagt. Je nach der übrigen Formel ist die Färbung sehr verschieden. Ein Tier von der Formel **AABBCCDDEEFFGG** hat die Farbe der wilden „grauen" Mäuse. Ein Tier von der Formel **AABBccDDEEFFGG** ist „zimtfarbig-agouti", d. h. braun, aber mit dem Agouticharakter usw.

(Dieser Faktor wird von Miss DURHAM und PLATE als **G**, von HAGEDOORN als **A** bezeichnet.)

Es sind außerdem noch zahlreiche andere Erbeinheiten heute schon erkannt[1]), vor allem auch solche, die andere Außeneigenschaften beeinflussen, ich nenne z. B. hier nur den einen Faktor

N dessen Fehlen bedingt, daß die Mäuse „tanzen" (v. GUAITA (155)), alle **nn**-Mäuse sind Tanzmäuse, haben ein verkümmertes Ohrlabyrinth und laufen in sonderbarer Weise im Kreise herum.

---

[1]) Unter anderem gibt es einen noch wenig bekannten Faktor, welcher eine **gelbe** Farbe der Haare verursacht, die über schwarz dominiert. Die gelben Mäuse von Miss DURHAM und CUÉNOT waren gelbe Tiere dieser Art. Hierüber hat in neuester Zeit CASTLE (60a) sehr interessante Mitteilungen gemacht. Näheres bringt Vorl. VIII.

Digitized by Google

Mit Hilfe dieser Faktoren ist es leicht, die Resultate der Kreuzungen zu verstehen, die von CUÉNOT (94—100), Miss DURHAM (123), PLATE (275), HAGEDOORN (163, 165) und schon früher von V. GUAITA (155) und von HAACKE (156) und anderen ausgeführt worden sind. Große Schwierigkeiten macht es nur, zu erkennen, was für Färbungen die einzelnen Autoren mit den von ihnen gewählten Bezeichnungen meinen, und vor allem sind zahlreiche Farbenkategorien einander ungemein ähnlich, sodaß sie sehr schwer zu erkennen sind, und offenbar häufig von den Autoren verwechselt wurden.

Hier wollen wir nur einige Kreuzungsversuche von Miss DURHAM (123) etwas näher betrachten.

Es wurde z. B. eine schwarze Maus mit einer hellbraun (silverfawn) gefärbten gekreuzt. Die Bastarde waren schwarz und F_2 — durch Paarung der F_1-Tiere untereinander erhalten — bestand aus 67 schwarzen, 21 blauen, 20 braunen und 5 hellbraunen Tieren. Die schwarze P_1-Maus war demnach wohl **AABBCCDDEEFFgg**, die hellbraune **AABBccddEEFFgg**. F_1 war dann **AABBCcDdEEFFgg**. Diese F_1-Tiere, die heterozygotisch in zwei Erbeinheiten waren, bildeten theoretisch viererlei Gameten:

A B C D E F g
A B C d E F g
A B c D E F g
A B c d E F g

und diese viererlei Gameten konnten sich in folgenden 16 Kombinationen treffen:

A A B B C C D D E E F F g g	=	schwarz
A A B B C C D d E E F F g g	=	schwarz
A A B B C C d D E E F F g g	=	schwarz
A A B B C C d d E E F F g g	=	blau
A A B B C c D D E E F F g g	=	schwarz
A A B B C c D d E E F F g g	=	schwarz
A A B B C c d D E E F F g g	=	schwarz
A A B B C c d d E E F F g g	=	blau
A A B B c C D D E E F F g g	=	schwarz
A A B B c C D d E E F F g g	=	schwarz
A A B B c C d D E E F F g g	=	schwarz
A A B B c C d d E E F F g g	=	blau
A A B B c c D D E E F F g g	=	braun
A A B B c c D d E E F F g g	=	braun
A A B B c c d D E E F F g g	=	braun
A A B B c c d d E E F F g g	=	hellbraun (silverfawn)

Also es müssen **9** von den möglichen Kombinationen **schwarz-**, **3** **blau-**, **3** **dunkelbraun-** und **1** **hellbraun-gefärbte** Mäuse ergeben.

Digitized by Google

Mit diesem verlangten Verhältnis stimmt nun aber das gefundene sehr schön überein, wie die nachstehende Tabelle zeigt, in der den gefundenen Zahlen die theoretisch berechneten — genau im Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 stehenden — Zahlen gegenübergestellt sind:

	Gefunden:	Theoretisch berechnet:
schwarz	67	*63,56*
blau	21	*21,19*
braun	20	*21,19*
hellbraun	5	*7,06*

In einem anderen Versuche von Miss DURHAM wurde eine schwarze Maus gekreuzt mit einer weißen. Die Bastarde waren schwarz und F_2 bestand aus 76 schwarzen, 24 braunen und 27 weißen Tieren. Hier war die schwarze P_1-Maus **AABBCCDDEEFFgg** und die weiße **aaBBccDDEEFFgg**. F_1 war **AaBBCcDDEEFFgg**. Diese F_1-Tiere waren also heterozygotisch in den zwei Erbeinheiten **A** und **C**.

F_2 mußte danach bestehen aus $^1/_4$ weißen und $^3/_4$ gefärbten Tieren, und von den gefärbten mußten $^1/_4$ braun und $^3/_4$ schwarz sein. Mit anderen Worten: F_2 einer solchen Kreuzung muß bestehen aus **9** Teilen schwarze, **3** Teilen braune und **4** Teilen weiße Tiere. Damit stehen die gefundenen Zahlen **76 : 24 : 27** völlig in Übereinstimmung, genau das Verhältnis 9 : 3 : 4 wäre **71**,44 : **23**,81 : **31**,75.

Ein drittes Beispiel von komplizierten Vererbungserscheinungen, die durch systematische Kreuzungsanalyse klargelegt sind, wollen wir BATESONS (14) Versuchen mit Hühnern entnehmen. Hühnerrassen gibt es bekanntlich ebenso viele verschiedene als etwa Rassen vom Gartenlöwenmaul. Eine genaue Analyse, eine Zurückführung der Rassenunterschiede auf eine kleine Zahl Erbeinheiten ist hier aber noch nicht sehr weit gediehen. Versuche mit Hühnern sind eben sehr viel mühsamer und vor allem kostspieliger als Versuche mit Pflanzen. Daß es sich aber auch hier fast ausschließlich um mendelnde Unterschiede handelt, ist wohl kaum mehr zweifelhaft. Freilich fertig analysiert sind bisher nur einige Einzelheiten, und eine solche ist die Kammform der Hähne. Die verschiedenen Kammformen sind in Fig. 18 dargestellt. Nach BATESON und seinen Mitarbeitern liegen diesen verschiedenen 4 Kammformen nur 2 Erbeinheiten zugrunde, die wir mit ihm **R** und **P** heißen wollen. Die Sachlage ist folgende:

Alle Tiere, die keine von diesen beiden Erbeinheiten enthalten, d. h. alle **rrpp**-Tiere haben den gewöhnlichen einfachen Kamm (Fig. 18a).

Alle Tiere, welche wenigstens einmal den Faktor **R**, aber nicht den Faktor **P** enthalten, weisen den in Fig. 18d dargestellten Rosenkamm auf. Das wären also die Tiere mit den Formeln **Rrpp** und **RRpp**.

Digitized by Google

Alle Tiere, welche wenigstens einmal **P**, aber nicht **R** enthalten, die **rrPp**- und **rrPP**-Tiere, haben einen Erbsenkamm wie Fig. 18b.

Alle Tiere, welche wenigstens je einmal beide Faktoren enthalten, die **RrPp**-, die **RRPp**-, die **RrPP**- und die **RRPP**-Tiere, haben den Walnußkamm Fig. 18c.

Fig. 18. Kammform der Hähne (nach BATESON).
a Einfacher Kamm; b Erbsenkamm; c Walnußkamm; d Rosenkamm.

Ermittelt wurden diese Erbeinheiten auch hier natürlich erst durch sehr zahlreiche Kreuzungsversuche, bei denen im ganzen über 12500 Hühner gezüchtet und registriert werden mußten!

Digitized by Google

Noch merkwürdig wenig weit ist eine solche Vererbungsanalyse beim Menschen gediehen. Freilich ist das Arbeiten hier aus sehr vielen Gründen ganz besonders schwierig. Zunächst fällt natürlich die Möglichkeit weg, bestimmte Versuche willkürlich auszuführen. Diese Schwierigkeit ist nicht allzu schlimm. Man kann auch durch Beobachtungen und Berechnungen aus dem gegebenen Tatsachenmaterial, d. h. einfach durch genaue „Stammbaumbeobachtung" an Stelle der „Stammbaumkultur" sehr weitgehende Schlüsse ziehen. Eine viel größere Schwierigkeit besteht darin, daß die Menschenrassen ganz ungemein kompliziert zusammengesetzt sind. Wenn man zwei Rassen kreuzt, die sich in etwa 20 Faktoren unterscheiden, dann bekommt man in F_2 eine unendlich komplizierte Spaltung, $(2^{20})^2$ = über eine Million Millionen verschiedene Kombinationen, und wenn man eine solche bunte F_2-Generation sich nun weiterhin „panmiktisch" durch völlig regellose Paarung vermehren läßt, dann bekommt man vielleicht eine Population, die so beschaffen ist wie etwa die Bevölkerung des deutschen Reiches, wahrscheinlich ist aber die Zahl der mendelnden Faktoren hier sehr viel größer. Selbstverständlich ist es da nur möglich, zunächst einzelne Merkmale, die in einfacherer Weise sich zu vererben scheinen, herauszugreifen und so Schritt für Schritt die Analyse weiter auszubauen. Geschehen ist bisher nicht viel, man hat z. B. aus Beobachtungen über Vererbungen von Augen- und Haarfarbe, ferner über die Vererbung von allerhand Mißbildungen einiges wenige feststellen können.

Besonders Untersuchungen über die Vererbung der Augenfarbe, die HURST (182, 183), DAVENPORT (110) u. a. ausgeführt haben, sind von großem Interesse. Sichere Resultate liegen freilich erst wenige vor, aber man kann doch schon erkennen, daß eine ganze Anzahl von verschiedenen Faktoren allein die Färbung der Iris beeinflußt. Es handelt sich auch hier um mehrere Pigmentfaktoren, die vorhanden sein oder fehlen können, ganz in ähnlicher Weise, wie wir das für die Haarfarbe der Mäuse im einzelnen besprochen haben, ferner spielen offenbar mehrere Faktoren eine Rolle, welche die Intensität der Färbung beeinflussen, so wie es die Faktoren **D** und **E** bei der Haarfarbe der Mäuse tun. Eine dritte Gruppe von Faktoren endlich beeinflußt die Verteilung des Pigmentes, so wie die Faktoren **G** und **F** bei den Mäusen; z. B. gibt es einen Faktor, der bewirkt, daß das — durch andere Faktoren bedingte — braune Pigment auf der ganzen Vorderseite der Iris gleichmäßig verteilt ist. Fehlt dieser Faktor, so ist das Pigment auf einen schmalen Ring um die Pupille beschränkt. — Doch ich will hier nicht weiter auf Einzelheiten eingehen, man weiß eben noch nichts Rechtes. Allzu schwierig dürfte aber eine gründliche

Digitized by Google

Klarlegung der Erbeinheiten der menschlichen Augenfarbe wohl nicht fallen. Eine kleine Schwierigkeit liegt darin, daß die Zahl der unterscheidbaren Augenfärbungen ziemlich groß ist, einige Dutzend verschiedene lassen sich wohl leicht unterscheiden, es muß daher eine genaue Untersuchung und genaue Beschreibung der verschiedenen Färbungen jeder Vererbungsuntersuchung vorhergehen.

Über die Vererbung von mancherlei Mißbildungen ist ebenfalls für den Menschen schon einiges bekannt. So haben FARABEE (132) und DRINKWATER (122) feststellen können, daß Brachydaktylie (Fig. 19) vererbt wird, und zwar scheint diese Mißbildung der Hände und Füße auf nur einem mendelnden Faktor zu beruhen.

a b

Fig. 19. Röntgenbilder der Hand eines normalfingrigen (a) und eines brachydaktylen (b) Menschen (nach DRINKWATER).

Schon weniger übersichtlich sind die Erblichkeitsverhältnisse einiger „Augenmißbildungen", über die besonders NETTLESHIP (261) umfassende Beobachtungen gemacht hat. Hier spielt eine Komplizierung durch die Geschlechtsvererbung eine Rolle, über die wir in Vorl. IX noch einiges hören werden.

Das ist so ziemlich alles, was man über diese Dinge beim Menschen weiß. Man könnte aber leicht sehr viel weiter kommen, und es ist bedauerlich, daß die Anthropologen und Mediziner sich bisher im allgemeinen sehr wenig mit den Resultaten der neueren Vererbungsforschung vertraut gemacht haben.

Man redet und schreibt jetzt so viel über „Rassenhygiene" über „Eugenics", wie die Engländer sagen. Daß man es tut, daß sich

Digitized by Google

endlich ein Interesse regt für diese Fragen, ist erfreulich, aber ohne viel genauere Kenntnis der Vererbungsgesetze beim Menschen, als wir sie heute besitzen, wird man über ein bloßes „reden“ und „schreiben“ nicht hinauskommen können.

Manche altbekannte, aber früher nicht recht verständliche Erscheinungen aus der menschlichen Vererbungslehre sind im Lichte unserer heutigen Kenntnis gut verständlich. Ich will hier nur ein Beispiel herausgreifen. Es ist eine bekannte Tatsache, daß Inzucht in einer Familie oft — nicht immer — allerhand Schädigungen der Nachkommenschaft zur Folge hat. Man weiß auch, daß Inzucht ganz besonders gefährlich ist, wenn in einer Familie schon eine gewisse „Neigung“, eine gewisse „Anlage“ zu einem Defekt besteht. Wenn in einer Familie z. B. schon mehrfach Fälle von Idiotie vorgekommen sind, so wird Inzucht auch zwischen gesunden Gliedern dieser Familie auffallend häufig Kinder ergeben, die idiotisch sind. Offenbar ist die Sachlage die, daß hier Idiotie auf dem Fehlen eines bestimmten Faktors beruht. Ist nun z. B. ein Mensch heterozygotisch in diesem Faktor, dann wird aus seiner Ehe mit einem homozygotisch normalen Menschen eine Nachkommenschaft hervorgehen die zu 50% aus Individuen besteht, welche äußerlich zwar völlig normal, aber trotzdem ebenfalls heterozygotisch in diesem Faktor sind. Ebenso ergibt sich aus einer entsprechenden Überlegung, daß 25% aller Enkel dieses Individuums ebenfalls wieder heterozygotisch sein müssen. Finden nun Heiraten unter den Enkeln gegenseitig statt, so würde es sich nun auch leicht treffen können, daß zwei heterozygotische Individuen sich vereinigen, das hat zur Folge, daß jetzt ein Teil ihrer Kinder, theoretisch $^1/_4$, idiotisch ist. Die schädliche Folge der Inzucht beruht hier also nur darauf, daß sie es ermöglicht, daß Individuen sich heiraten, die beide heterozygotisch in diesem verhängnisvollen Faktor sind. „Neigung“, „Anlage“ einer solchen Familie zu Idiotie rührt in diesem Falle nur daher, daß ein Teil der Familienmitglieder heterozygotisch ist in einem wesentlichen Faktor, dessen Fehlen Idiotie bedingt.

Das ist natürlich ein schematisches, sehr einfaches Beispiel, meistens liegen die Dinge zwar im Prinzip ebenso, aber in den Einzelheiten wesentlich komplizierter. Hier kam es aber nur darauf an, im Prinzip zu zeigen, wie man solchen Fragen auf den Grund gehen kann.

Über die Erblichkeitsverhältnisse bei Kreuzung zwischen sehr stark verschiedenen Menschenrassen wissen wir ebenfalls äußerst wenig. Es ist eine weitverbreitete Ansicht, daß die Bastarde, etwa Mischlinge zwischen Negern und Europäern ungefähr intermediär seien, und daß die nächsten Generationen „konstant“ blieben. Daß F_2 ungefähr intermediär ist, hat wohl seine Richtigkeit, die Konstanz in den weiteren

Digitized by Google

Generationen ist aber sicher nur scheinbar. Neger und Europäer unterscheiden sich nicht bloß in einigen wenigen sondern in sehr zahlreichen Erbeinheiten; z. B. allein die Hautfarbe hängt von einer langen Reihe von Faktoren ab. Es könnten daher in F_2 einer solchen Kreuzung nur unter vielen tausenden von Individuen einzelne auftreten, die wieder reine Neger oder reine Europäer sind, die übergroße Mehrzahl dagegen wird immer wieder eine bunte Mischung der Erbeinheiten der beiden Rassen aufweisen, d. h. **ungefähr** wieder so aussehen wie die F_1-Individuen. Damit stimmen auch die tatsächlichen Beobachtungen. Die Kinder von Mischlingen zwischen Weißen und Negern sind meist von ähnlicher Beschaffenheit wie ihre Eltern, aber es sind doch Fälle bekannt — ganz seltene natürlich, wie zu erwarten ist — daß aus der Ehe von zwei Negermischlingen, die beide sehr dunkle Hautfarbe haben, Kinder mit blonden Haaren und weißer Haut hervorgehen. Offenbar ist die Sachlage bei der Kreuzung von derartig stark verschiedenen Menschenrassen ganz analog der bei der Kreuzung zwischen zwei im wesentlichen nur in mendelnden Faktoren verschiedenen Pflanzenspezies, von der wir in Vorlesung XII noch näheres hören werden.

Weitere Beispiele von solchen mehr oder weniger weit durchgeführten hybridologischen Analysen will ich hier nicht besprechen. Bekannt ist eine Unmenge von Einzelheiten über die verschiedenen Tier- und Pflanzenspezies, aber nur sehr wenige Arten sind einigermaßen eingehend und systematisch durchforscht. Wer sich speziell für die Erblichkeitsverhältnisse in einer bestimmten Organismengruppe interessiert, der sei auf die Spezialliteratur verwiesen. Zur Erleichterung der Übersicht gebe ich nachstehend eine Aufzählung der Tiere und Pflanzen, mit denen Kreuzungsanalysen schon bis zu einem gewissen Resultat geführt haben.

Pflanzen.

Antirrhinum Baur 17. 18. 21. 23. Hurst 181. de Vries 395. Wheldale 410. 412. 414.
Aquilegia Baur 23.
Atropa Bateson 14 (I).
Avena Nilsson-Ehle 264.
Brassica Sutton 360.
Campanula Correns 78.
Capsella Shull 312. 322. 323.
Datura Bateson 14. (I) (II). de Vries 395.
Digitalis Keeble 197.
Fragaria Millardet 243. Solms 328.
Gossypium Balls 3.
Helianthus Shull 319.
Hieracium Mendel 242. Ostenfeld 268—270.
Hordeum Biffen 28. Blaringhem 34. 36.
Hyoscyamus Correns 72. 73. 75.
Lathyrus Bateson 14. Hurst 181.
Matthiola Bateson-Saunders 14. (I—III). Correns 65. Tschermak 379. 383.
Melandrium Bateson 14 (I). Baur 23. Correns 72. Shull 325. 326.
Mimulus Correns 78.
Mirabilis Correns 70. 72. 81. 88. 89. 90. Marryat 237.

Digitized by Google

Nicandra Bitter 30.
Nicotiana Lock 224.
Oenothera Gates 144—146. Mac Dougal 235. de Vries 395. 400—402.
Orchideae Hurst 175.
Papaver Hurst. 181. de Vries 395.
Petunia Saunders 305.
Phaseolus Emerson 129. 130. Fruwirth 139. Johannsen 190. 191. Mendel 241. Shull 313. 314. 320. Tschermak 376. 377. 379. 380.
Phyteuma Correns 73.
Pisum Bateson 14 (II). Correns 64. Darbishire 102. Fruwirth 137. 139. Hurst 177. Keeble 199. Lock 221. 222. Mendel 241. Tschermak 374. 376. 377. 379. 380.
Polemonium Correns 73.
Primula Bateson-Gregory 12. Hurst 181. Keeble 198.
Ranunculus Bateson 14 (II).
Raphanus Correns 73.
Rubus Lidforss 218. 219.
Salvia Bateson 14 (II).
Secale v. Tschermak 384.
Solanum (lycopersicum) Hurst 181. Price-Drinkard 281.
— *(tuberosum)* Redcliffe 295.
Triticum Biffen 26. 29. Hurst 176. Nilsson-Ehle 264. 265.
Verbascum Shull 319.
Vicia Fruwirth 130.
Viola Brainerd 44—48.
Zea Correns 63. 67. 69. Lock 221. Shull 315. 318. de Vries 390. Webber 403.

Tiere.

Abraxas Doncaster 115. 116.
Amblystoma Haecker 160. 161.
Aphidae Stevens 349.
Bombyx Coutagne 91. Kellog 200. Mc Cracken 232. Toyama 369—372.
Bos Spillman 332.
Canis Lang 215.
Cavia Castle 53. 55. Sollas 327.
Columba Staples-Browne 348.
Crioceris Lutz 229.
Drosophila Castle 61. Morgan 253.
Equus Bateson 10. Hurst 180.
Felis Doncaster 113. Przibram 282.
Gallus Barfurth 5. Bateson 14 (I—V). Davenport 106. Goodale 153. Hurst 178. 181. Pearl-Surface 272. Spillman 337.
Helix Lang 211—213.
Homo Bateson 8. 9. Castle 59. Davenport 110. 111. Drinkwater 122. Farabee 132. Gossage 154. Hurst 182. 183. Lutz 229. Nettleship 261. Punnett 290.
Leptinotarsa Tower 368.
Lepus Castle 53. 57. 62. Hurst 179. 181.
Lina Mc Cracken 230. 231.
Mantis Przibram 283. 284.
Mus (musculus) Castle 54. Cuénot 94—100. Darbishire 103. Davenport 104. Durham 123. v. Guaita 155. Haake 156. Hagedoorn 163. 165. 166. Morgan 248. 250. Plate 275.
— *(rattus* und *decumanus)* Crampe 93. Doncaster 114. Morgan 251. Mudge 255—256.
Ovis Davenport 105. Wood 425.
Papilio Jacobson 184. de Meijere 240.
Pararge Bateson 14 (I).
Pieris Bateson 14 (I).
Serinus Davenport 109. Durham 124. Galloway 142. Noorduyn 266.
Sus Spillman 330. 334. 336.

Im Anschluß an diese komplizierten Spaltungen in F_2 sei hier heute noch eine Frage etwas allgemeinerer Art erörtert. Wenn man eine beliebige Kreuzung macht und bis F_2 durchführt, dann bekommt man in F_2 je nach der Formel der P_1-Tiere oder Pflanzen eine mehr

Digitized by Google

oder weniger komplizierte Spaltung. Wie geht nun aber diese Sache weiter, wenn man eine derartige F_2-Generation sich selbst weiter vermehren läßt? Die Antwort ist sehr einfach, wenn es sich um eine normalerweise autogame Spezies handelt, Gerste z. B. oder Bohnen. Es werden dann nach wenigen Generationen die heterozygotischen Individuen prozentualiter sehr stark zurücktreten gegenüber den homozygotischen. Das rührt daher, daß die einmal abgespaltenen homozygotischen Individuen weiterhin konstant bleiben, während die Heterozygoten immer wieder aufspalten. Das kann sich jeder von Ihnen leicht an der Hand eines selbst konstruierten Beispieles klarmachen, ich brauche dies wohl im einzelnen nicht auszuführen.

Nicht so leicht ist die Frage für die allogamen Organismen zu beantworten. Wir wollen die Frage an der Hand eines Beispieles besprechen. Wir wollen eine weiße Maus aus einer homozygotischen Sippe kreuzen mit einer schwarzen Maus aus einer konstanten schwarzen Sippe. Die beiden Rassen sollen sich nur in einer mendelnden Erbeinheit unterscheiden. Die eine Rasse soll sein **AABBCCDDEEFFgg**, also schwarz, die andere Rasse soll sein **aaBBCCDDEEFFgg**, also weiß. Da die beiden Rassen nur in der Erbeinheit **A** verschieden sind, wollen wir weiterhin die schwarze Rasse einfach **AA**, die weiße **aa** heißen. Die aus dieser Kreuzung entstehenden Bastarde haben dann die Formel **Aa** und wenn man sie sich miteinander paaren läßt, bekommt man eine F_2-Generation, die aus $^3/_4$ schwarzen und $^1/_4$ weißen Tieren besteht.

Wir wollen nun eine Anzahl solcher F_1-Tiere, d. h. lauter schwarze aber heterozygotische **Aa**-Mäuse in einen großen Käfig stecken und sich spontan unter möglichst günstigen Bedingungen vermehren lassen, bei ganz unbeschränkter Paarung, und das soll eine ganze Reihe von Generationen so weitergehen, wir wollen also auf diese Weise ein großes Volk von Mäusen heranziehen. Die Frage ist nun, wie wird ein solches Mäusevolk zusammengesetzt sein?

Die Antwort lautet: Es werden immer ziemlich genau $^1/_4$ aller Mäuse weiß und $^3/_4$ schwarz sein. Warum dies der Fall sein wird, ist leicht zu zeigen. Wir wollen einmal annehmen, wir hätten nur ein weibliches und ein männliches solches F_1 Tier in den Käfig gesteckt. Die von diesen beiden erzeugte Nachkommenschaft, also die F_2-Generation, wird dann aus $^3/_4$ schwarzen und $^1/_4$ weißen Mäusen bestehen. Nehmen wir etwa an, diese Generation bestehe aus 8 Mäusen und zwar aus:

1 homozygotischen schwarzen Männchen **AA**, weiterhin als Männchen I
2 heterozygotischen „ „ **Aa**, „ „ „ II u. III
1 homozygotischen weißen „ **aa**, „ „ „ IV

Digitized by Google

1 homozygotischen schwarzen Weibchen **AA**, weiterhin als Weibchen α
2 heterozygotischen „ „ **Aa**, „ „ „ β u. γ
1 homozygotischen weißen „ **aa**, „ „ „ δ
bezeichnet.

Zwischen diesen Tieren sind 16 verschiedene Paarungen möglich und gleich wahrscheinlich, können daher als gleich oft vorkommend in Rechnung gestellt werden, nämlich:

Weibchen	α	× Männchen	I	wird ergeben	$^4/_4$n[1])	AA-Tiere
„	α	× „	II	„ „	$^2/_4$n	AA, $^2/_4$n Aa-Tiere
„	α	× „	III	„ „	$^2/_4$n	AA, $^2/_4$n Aa-Tiere
„	α	× „	IV	„ „	$^4/_4$n	Aa-Tiere
„	β	× „	I	„ „	$^2/_4$n	AA, $^2/_4$n Aa-Tiere
„	β	× „	II	„ „	$^1/_4$n	AA, $^2/_4$n Aa, $^1/_4$n aa-Tiere
„	β	× „	III	„ „	$^1/_4$n	AA, $^2/_4$n Aa, $^1/_4$n aa-Tiere
„	β	× „	IV	„ „	$^2/_4$n	AA, $^2/_4$n aa-Tiere
„	γ	× „	I	„ „	$^2/_4$n	AA, $^2/_4$n Aa-Tiere
„	γ	× „	II	„ „	$^1/_4$n	AA, $^2/_4$n Aa, $^1/_4$n aa-Tiere
„	γ	× „	III	„ „	$^1/_4$n	AA, $^2/_4$n Aa, $^1/_4$n aa-Tiere
„	γ	× „	IV	„ „	$^2/_4$n	Aa, $^2/_4$n aa-Tiere
„	δ	× „	I	„ „	$^4/_4$n	Aa-Tiere
„	δ	× „	II	„ „	$^2/_4$n	Aa, $^2/_4$n aa-Tiere
„	δ	× „	III	„ „	$^2/_4$n	Aa, $^2/_4$n aa-Tiere
„	δ	× „	IV	„ „	$^4/_4$n	aa-Tiere
				Sa	$^{16}/_4$n	AA, $^{32}/_4$n Aa, $^{16}/_4$n aa-Tiere
				d. h.	4n	AA : 8n Aa : 4n aa-Tiere

Die Ergebnisse aller dieser 16 einzelnen möglichen, in gleicher Häufigkeit zu erwartenden Paarungen sind in dieser Tabelle gleich mit angegeben. Es ist ferner in der Tabelle ausgerechnet, was in Summa alle 16 möglichen Paarungen ergeben müssen, und das Resultat ist, daß die Nachkommenschaft einer solchen durch freie Paarung sich vermehrenden F_2-Generation von 1 Teil AA-, 2 Teilen Aa-, und 1 Teil aa-Mäusen wieder ebenfalls aus 1 Teil AA- : 2 Teilen Aa- : 1 Teil aa-Mäusen bestehen wird, d. h. eine auf diese Weise entstandene F_3-Generation wird genau die gleiche prozentuale Zusammensetzung zeigen, wie die F_2-Generation. Das gleiche gilt auch für die nächsten Generationen und gilt auch, wenn sich nicht bloß die Tiere einer Generation untereinander paaren, sondern auch, wenn die Individuen der verschiedenen Generationen sich paaren, was ja tatsächlich in einem solchen Versuche der Fall sein wird. Die gleiche Berechnung läßt sich auch anstellen, wenn die F_1-Bastarde sich in mehreren Merkmalen unter-

[1]) n = Durchschnittszahl der Jungen, die aus einer Paarung hervorgehen.

Digitized by Google

scheiden, und komplizierter etwa nach 9 : 3 : 3 : 1 oder 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1 aufspalten; auch dann werden die folgenden Generationen, die bei einer analogen Versuchsanordnung erzeugt werden, immer ungefähr die gleiche Zusammensetzung zeigen wie die F_2-Generation. Also wenn bei einem allogamen Organismus eine Population aus einer sich panmiktisch vermehrenden F_2-Generation nach einer Kreuzung hervorgeht, dann wird diese Population immer die Zusammensetzung zeigen, welche die ursprüngliche F_2-Generation schon aufwies.

Der Fall, daß eine ganze Population — etwa die sämtlichen Mäuse einer Insel — nur von einer einzigen einheitlichen F_1-Generation abstammt, wird nun freilich in der Natur selten vorkommen, aber dieses Gesetz gilt auch noch viel weiter.

Wir können z. B. den eben beschriebenen Versuch etwas ändern, und wir wollen einmal als Anfangstiere in den großen Vermehrungskäfig, als Stammtiere für das neue Mäusevolk, folgende Tiere nehmen: 2 homozygotisch schwarze **AA**-Männchen (I u. II genannt), 2 homozygotisch schwarze **AA**-Weibchen (α u. β genannt), 1 heterozygotisches schwarzes **Aa**-Männchen (III genannt) und 1 heterozygotisches schwarzes **Aa**-Weibchen (γ genannt). Wenn wir diese 6 Tiere sich beliebig oft ganz panmiktisch paaren lassen, dann bekommen wir eine nächste Generation, die aus homozygotisch schwarzen, heterozygotisch schwarzen und weißen Tieren besteht im Verhältnis 25 : 10 : 1.

Die Berechnung gibt die folgende Tabelle:

Das Weibchen α kann sich paaren mit dem Männchen I und wird ergeben
$^4/_4$ n schwarze **AA**-Tiere.

Das Weibchen α kann sich paaren mit dem Männchen II und wird ergeben
$^4/_4$ n schwarze **AA**-Tiere.

Das Weibchen α kann sich paaren mit dem Männchen III und wird ergeben
$^2/_4$ n schwarze **AA**, $^2/_4$ n schwarze **Aa**-Tiere.

Das Weibchen β kann sich paaren mit dem Männchen I und wird ergeben
$^4/_4$ n schwarze **AA**-Tiere.

Das Weibchen β kann sich paaren mit dem Männchen II und wird ergeben
$^4/_4$ n schwarze **AA**-Tiere.

Das Weibchen β kann sich paaren mit dem Männchen III und wird ergeben
$^2/_4$ n **AA**, $^2/_4$ n **Aa**-Tiere.

Das Weibchen γ kann sich paaren mit dem Männchen I und wird ergeben
$^2/_4$ n **AA**, $^2/_4$ n **Aa**-Tiere.

Das Weibchen γ kann sich paaren mit dem Männchen II und wird ergeben
$^2/_4$ n **AA**, $^2/_4$ n **Aa**-Tiere.

Das Weibchen γ kann sich paaren mit dem Männchen III und wird ergeben
$^1/_4$ n **AA**, $^2/_4$ **Aa**, $^1/_4$ n **aa**-Tiere.

Ergebnis aller möglichen Paarungen: Sa. $^{25}/_4$ n **AA**, $^{10}/_4$ n **Aa**, $^1/_4$ n **aa**-Tiere.

Digitized by Google

Da alle Paarungen die gleiche Wahrscheinlichkeit haben, wird sich als Ergebnis einer sehr großen Anzahl derartiger Paarungen eine Population ergeben müssen, in der die Kategorien **AA**, **Aa** und **aa** im Verhältnis von **25 : 10 : 1** stehen.

Man kann die Berechnung noch etwas einfacher gestalten, wenn man direkt die Wahrscheinlichkeit der verschiedenen möglichen Kombinationen von Sexualzellen berechnet.

Die Weibchen α und β produzieren nur Sexualzellen **A**. Das Weibchen γ 50% **A** und 50% **a**. Es werden daher sein $^5/_6$ aller von allen 3 Weibchen zusammen produzierten Sexualzellen **A** und $^1/_6$ **a**. Aus den gleichen Ursachen müssen sein $^5/_6$ der von allen 3 Männchen zusammen produzierten männlichen Sexualzellen **A** und $^1/_6$ **a**. Wir haben also 5 n Eier **A** und 1 n Eier **a**, ebenso 5 n Spermatozoen **A** und 1 n Spermatozoen **a**. Zwischen diesen 5 n Eiern **A** und 1 n Eiern **a** und den 5 n Spermatozoen **A** und 1 n Spermatozoen **a** sind 36 Kombinationen möglich und von diesen 36 Kombinationen sind:

5 × 5 = **25**	die Kombination	**A** × **A**,	ergeben daher	**AA**-Tiere
5 × 2 = **10**	„	„	**A** × **a**	„	„	**Aa**- „
1 × 1 = **1**	„	„	**a** × **a**	„	„	**aa**- „

Wir kommen also auch auf diesem Wege zu dem Resultat, daß die nächste Generation aus **AA**-, **Aa**- und **aa**-Tieren im Verhältnis **25 : 10 : 1** bestehen muß.

Überlassen wir nun eine Population von dieser Zusammensetzung sich zur weiteren panmiktischen Vermehrung, so werden alle folgenden Generationen das gleiche Zahlenverhältnis zwischen den weißen (**aa**) und den beiden Sorten (**AA** und **Aa**) von schwarzen Tieren aufweisen müssen. Man kann so leicht für jedes beliebige Ausgangsmaterial berechnen, welche Zusammensetzung eine daraus hervorgehende Population haben wird, wenn man nur die genaue Erbformel der ursprünglichen Tiere kennt. Z. B. eine Population, die herstammt von 2 **aa**-Männchen, 1 **AA**-Weibchen und 1 **Aa**-Weibchen wird dauernd bestehen aus 9 Teilen **AA**, 30 Teilen **Aa** und 25 Teilen **aa**, d. h. es entsteht ein Mäusevolk, bei dem unter 64 Tieren 9 homozygotisch schwarz (**AA**), 30 heterozygotisch schwarz (**Aa**) und 25 homozygotisch weiß (**aa**) sein werden.

Voraussetzung ist dabei natürlich immer, daß keine neuen Kreuzungen mit Individuen anderer Herkunft, keine Zufuhr von fremdem Blut stattfindet, und daß die verschiedenen Kategorien gleich lebensfähig sind, daß also nicht ein Selektionsprozeß eingreift.

Digitized by Google

Vorlesung VII

Presence-Absence Theorie. — Beziehung zwischen Erbeinheiten und Außeneigenschaften. — Einwirkung zahlreicher Erbeinheiten auf eine Außeneigenschaft.

Das wichtigste Resultat der letzten Vorlesung ist die Feststellung, daß die zahllosen Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Sippen einer Großart, z. B. zwischen all den Hunderten von Rassen von *Antirrhinum majus*, sich zurückführen lassen auf Verschiedenheiten in einer verhältnismäßig kleinen Anzahl von Erbeinheiten, oder wie man, um einen internationalen Ausdruck zu haben, mit JOHANNSEN auch sagen kann, von **Genen.**

Von den für die Blütenfarbe von *Antirrhinum* unterscheidbaren derartigen Genen haben wir einige der wichtigsten in der vorletzten Vorlesung kennen gelernt, und die Unterschiede zwischen den einzelnen Rassen beruhen mit ganz wenigen Ausnahmen nur auf dem Fehlen und Vorhandensein von solchen Erbeinheiten. Diese Erbeinheiten sind es, für welche die MENDELschen Spaltungsgesetze gelten. Die Erkenntnis, daß die scheinbar unendlich große zunächst ganz unübersehbare Zahl von Unterschieden zwischen den einzelnen Sippen einer Art zurückführbar ist auf Unterschiede in einer kleinen Zahl von Erbeinheiten, ist ein sehr großer Fortschritt. Ein zweiter Fortschritt ist nun aber auch weiterhin die Erkenntnis, daß alle diese Unterschiede auf dem Vorhandensein oder dem Fehlen von solchen Grundeigenschaften beruhen. Entweder hat eine Sippe eine solche Grundeigenschaft, d. h. Erbeinheit oder sie hat sie nicht.

Dieser Gedanke, daß die mendelnden Erbeinheiten sich ohne Zwang so formulieren lassen, daß sie das „Vorhandensein einer bestimmten Fähigkeit" bedeuten und daß die mendelnden Unterschiede zwischen verschiedenen Sippen sich auf das Vorhandensein „presence" oder das Fehlen „absence" von Erbeinheiten zurückführen lassen, ist zuerst von CORRENS (70) geäußert worden. Er ist dann aber in allen seinen Konsequenzen besonders von BATESON (11) und SHULL (321) durchgearbeitet worden. Man spricht heute davon als von der „Presence and Absence-Theorie".

Mit dieser Theorie arbeitet die große Mehrzahl aller „Mendelianer". Man geht dabei im einzelnen bei der Formulierung der Erbeinheiten immer so vor, daß man eine Erbeinheit — d. h. einen als Einheit mendelnden Unterschied zwischen zwei Sippen — die sich

Digitized by Google

heterozygotisch ganz oder nahezu ganz ebenso stark äußert wie homozygotisch, die also „dominiert", um einmal diesen Ausdruck zu gebrauchen, mit dem großen Buchstaben bezeichnet, und man faßt dann entsprechend die Formulierung der Erbeinheit so, daß diese Erbeinheit positiv wird, daß sie als das „Vorhandensein" einer Fähigkeit bezeichnet wird.

Man **kann** natürlich eine Erbeinheit auch immer gerade umgekehrt formulieren! Das sei an einem Beispiel kurz erläutert. Als ich vor 6 Jahren fand (17), daß eine bei *Antirrhinum majus* vorkommende gelbblättrige Rasse bei der Kreuzung mit grünen Rassen *aurea*-blättrige d. h. gelbgrüne F_1-Pflanzen gab, die dann weiterhin in F_2 in $^1/_4$ gelbblättrige, $^2/_4$ aureablättrige und $^1/_4$ grünblättrige Pflanzen aufspalteten, formulierte ich die Erbeinheiten folgendermaßen:

H Ein Faktor, der homozygotisch — als **HH** — die grüne Blattfarbe umändert in gelb und der heterozygotisch — als **Hh** — die grüne Farbe zu *aurea* macht.

h Fehlen dieses Faktors, d. h. unveränderte grüne Blattfarbe.

Man kann nun aber natürlich ebenso gut die Erbeinheiten auch so formulieren:

N Ein Faktor, der homozygotisch — als **NN** — die sonst gelbe Blattfarbe grün macht, und heterozygotisch als **Nn** die gelbe Farbe wenigstens in aureafarbig, d. h. gelbgrün umändert.

n Fehlen dieses Faktors, d. h. rein gelbe Blattfarbe.

Heute gebrauche ich nur diese letzte Formulierung, einmal, weil vieles dafür spricht, daß die grüne Blattfarbe durch „Veränderung" der gelben zustande kommt, daß die gelbe eine Vorstufe der grünen ist, und dann aber vor allem, weil es sich zeigt, daß der früher als **h** (negativ!) heute als **N** (positiv!) bezeichnete Faktor ein Glied einer Faktorenkette ist, deren übrige Glieder alle zweifellos positive Faktoren sind.

Es ist natürlich möglich, daß unsere Unterscheidung von positiven und negativen Faktoren und unsere ganze Vorstellung, daß immer „presence" oder „absence" einer bestimmten Fähigkeit vorliege, falsch ist, vorläufig ist es jedenfalls die Vorstellung, welche weitaus am besten den Tatsachen gerecht wird.

Ob nun freilich wirklich alle mendelnden Unterschiede zwischen den einzelnen Sippen einer Spezies immer auf der Gegenwart oder dem Fehlen eines „stofflichen Etwas" beruhen, das ist eine andere Frage. Es scheint aber heute fast so, als sei dies wirklich der Fall, aber das ist Zukunftsmusik, die in diese „Einführung" nicht hineingehört.

Digitized by Google

Die Erbeinheiten, welche durch die Bastardanalyse erkennbar werden, sind, wie schon oft hervorgehoben, völlig verschieden von den mit den Sinnen wahrnehmbaren Außeneigenschaften eines Organismus. Zwischen den Erbeinheiten und den Außeneigenschaften bestehen nur ähnliche Beziehungen, wie etwa zwischen dem molekularen Aufbau, der chemischen Formel, irgend eines Stoffes und dessen Eigenschaften wie spezif. Gewicht, Geruch, Farbe, Geschmack usw.

Wenn man dies im Auge behält, wird es weiter nicht auffällig erscheinen, daß ein und dieselbe Erbeinheit eine ganze Reihe von verschiedenen Außeneigenschaften beeinflußt, ebenso wird ja z. B. durch Einführung eines Wasserstoffatomes in das Benzolmolekül nicht bloß eine Eigenschaft des Benzols, etwa sein Geruch, verändert, sondern sehr zahlreiche Eigenschaften.

Wir haben einiges hierüber schon gehört. So bei den in der letzten Vorlesung besprochenen Erbeinheiten der Haarfarbe der Mäuse. Wir hatten dort besprochen, daß eine Erbeinheit **A** erkennbar ist, die heißt „Fähigkeit zur Bildung eines gelben Pigmentes". Fehlen dieser Erbeinheit bedingt rein weiße Haarfarbe.

Diese Erbeinheit äußert sich nicht bloß in der Haarfarbe, sondern auch in der Augenfarbe. Alle Tiere, denen **A** fehlt, haben pigmentlose, d. h. rote Augen. Hier heißt demnach die Erbeinheit **A** nicht bloß „Fähigkeit zur Bildung von Haarpigment", sondern sie heißt „Fähigkeit zur Bildung von Pigment überhaupt".

Ganz das gleiche gilt nun auch z. B. für die Erbeinheiten der Blütenfarbe von *Antirrhinum*. Roter Zellsaft wird in der Löwenmaulpflanze nicht bloß in den Epidermiszellen der Blumenblätter gebildet, sondern auch an anderen Stellen, so enthalten auch die Epidermiszellen der Blätter in mehr oder weniger hohem Grade roten Zellsaft. Besonders deutlich ist das an der unteren Epidermis der Blätter von jungen Keimpflanzen zu sehen.

Es zeigt sich nun, daß dieselben Erbeinheiten, welche die Bildung des roten Zellsaftes in den Blumenblättern bedingen, maßgebend sind für die Bildung von rotem Zellsaft auch in anderen Teilen der *Antirrhinum*-Pflanze. Die Kreuzungsversuche ergeben mit absoluter Sicherheit, daß alle Pflanzen, die z. B. den Faktor **B** (Grundlage für alle Blütenfarbe überhaupt) nicht enthalten, auch nie roten Zellsaft in irgendwelchen andern Teilen der Pflanze bilden. Ebenso wie das Vorhandensein der Erbeinheiten **B** und **F** unbedingte Voraussetzung dafür ist, daß irgend welche rote oder rötliche Blütenfärbung erfolgt, ebenso ist auch das Vorhandensein dieser beiden Erbeinheiten Voraussetzung dafür, daß überhaupt in irgend welchen Organen der Pflanzen

Digitized by Google

roter Zellsaft auftritt. Man kann also schon an der Farbe der Keimpflanzen sehen, ob bestimmte Erbeinheiten, die sich besonders auffällig dann freilich erst in der Blütenfarbe äußern, in ihnen enthalten sind oder nicht.

In ähnlicher Weise ist auch leicht festzustellen, daß die gleichen Faktoren, welche die Form der Blumenblätter beeinflussen, sich auch

Fig. 20. Blüte und Fruchtknoten einer EE-Rasse — die Figuren 1 und 1a — und einer ee-Rasse — die Figuren 2 und 2a — von *Antirrhinum*.
Die gleiche Erbeinheit äußert sich in der Form der Blumenblätter und in der Form des Fruchtknotens.

in der Form der Früchte äußern, das zeigt sehr instruktiv die Fig. 20. Fehlt der Faktor E in einer Löwenmaulpflanze, so bedingt das eine pelorische Form der Blüte und aber auch in gleicher Weise eine radiäre Form des Fruchtknotens.

Daß in dieser Weise eine Erbeinheit sich in verschiedenen Organen äußern kann, ist nun freilich nicht im geringsten auffällig.

Digitized by Google

In dem letztgenannten Beispiele heißt eben offenbar die Erbeinheit **E** nicht „Fähigkeit, die Blumenblätter zygomorph auszubilden", sondern „Fähigkeit, alle Teile der Blüte zygomorph auszubilden". Die Erkennung derartiger Zusammenhänge ist sehr einfach, weil doch immerhin diese Erbeinheiten, wenn auch in verschiedenen Organen, so doch in ganz der gleichen Weise sich äußern, zygomorphe Blumenblätter, zygomorpher Kelch, zygomorpher Fruchtknoten usw.

Schon etwas schwieriger ist es, zu erkennen, daß dieselbe Erbeinheit, welche bei Kaninchen die Wildfarbe (Agoutizeichnung der Haare) hervorruft, auch bedingt, daß die betreffenden Tiere einen weißen Bauch und eine weiße Unterseite des Schwänzchens haben, während alle Individuen, welche diesen „Agouti"-Faktor nicht enthalten, am Bauche und auf der Schwanzunterseite ebenso gefärbt sind, wie auf dem Rücken. Man kann hier den richtigen Zusammenhang nur daran erkennen, daß auch in den kompliziertesten F_2-Generationen **immer** alle Tiere, die nicht Agouti-Farbe haben, auch nicht den weißen Bauch aufweisen.

Ganz besonders auffällig ist ein von NILSSON-EHLE (263a) beschriebener Fall beim Hafer, wo eine einzige Erbeinheit in sehr verschiedener Weise und in ganz verschiedenen Organen sich äußert.

Fig. 21a und b (S. 104) stellt Ährchen zweier Hafersippen dar, die, wie ein Vergleich zeigt, sich im Vorkommen und in der Form der Grannen und in der Stärke der Behaarung sehr deutlich unterscheiden; auch in der Brüchigkeit der Ähren besteht ein Unterschied. Trotzdem sind diese beiden Sippen nur in einer einzigen Erbeinheit verschieden, das hat NILSSON-EHLE durch zahlreiche Versuche festgestellt. F_1 ist nämlich ungefähr eine Mittelbildung (Fig. 21c) und F_2 besteht nur wieder aus $^1/_4$ Pflanzen wie Fig. 21a, $^1/_4$ wie Fig. 21b und $^2/_4$ Bastarden wie Fig. 21c, aber **alle** Pflanzen, die gebogene Grannen an beiden Blüten haben, sind auch stark behaart und haben stark brüchige Ährchen usw.

Das, was man unter dem freilich sehr vieldeutigen Worte „Correlation zweier oder mehrerer Merkmale" versteht, beruht häufig auf einer derartigen „Äußerung einer Erbeinheit in zwei oder mehr verschiedenen Außenmerkmalen". Ich werde das Wort Correlation, das von den Züchtern auch für ganz prinzipiell andersartige Dinge gebraucht wird, nicht anwenden, es ist einer von den Begriffen, die jetzt im Lichte der neueren Forschung in Auflösung begriffen sind.

Viel schwerer zu erkennen war der Zusammenhang in einem Falle, den Miss SAUNDERS (14) aufgeklärt hat. Dieser Fall ist so instruktiv in jeder Hinsicht, daß wir ihn etwas näher besprechen wollen.

Digitized by Google

Es gibt von den Levkoien (*Matthiola annua*) eine große Anzahl von miteinander kreuzbaren Sippen, die sich in Blütenfarbe, Haarigkeit der Blätter, Blütenform usw. unterscheiden. Mit diesen Levkoien-

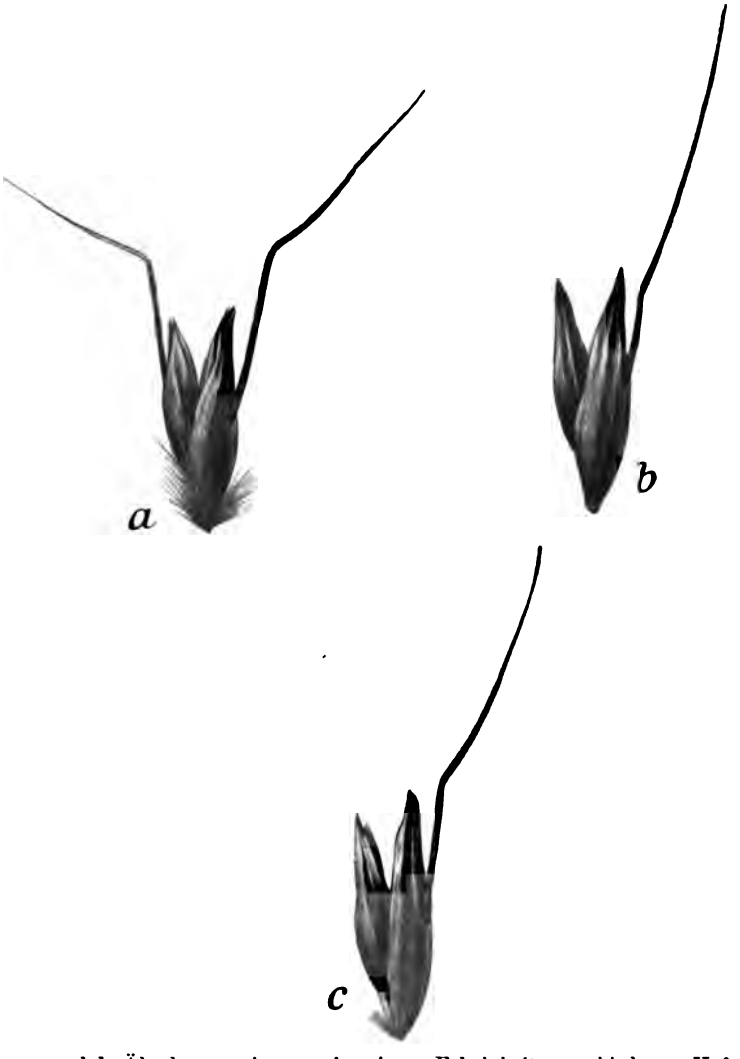


Fig. 21. a und b Ährchen zweier nur in einer Erbeinheit verschiedenen Hafersippen. Diese eine Erbeinheit äußert sich im Vorkommen von und in der Form der Grannen, in der Behaarung und außerdem auch noch in der Brüchigkeit der Ähren. c Ährchen einer in dieser Erbeinheit heterozygotischen Pflanze. (Nach Original-Exemplaren von NILSSON-EHLE gezeichnet.)

Sippen hat zuerst CORRENS (65) und weiterhin auch Miss SAUNDERS (14) (Rep. I—III) in großem Maßstabe experimentiert. Speziell für die Haarigkeit wurden sehr absonderliche Erblichkeitsverhältnisse gefunden,

Digitized by Google

und es zeigte sich bald, daß zwischen der Vererbung der Haarigkeit und der Vererbung der Blütenfarbe eigentümliche zunächst unverständliche Beziehungen bestanden.

Ich will in der Weise vorgehen, daß ich gleich das Endergebnis der Versuche von Miss SAUNDERS vorwegnehme, und dann an der Hand des so gefundenen Schlüssels die Versuche schildere.

Die Sachlage ist danach die, daß die Blütenfarbe und Behaarung der Levkoien abhängt von vier Faktoren, heißen wir sie etwa **A**, **B**, **C** und **D**, die folgendermaßen definiert werden können:

A Grundfaktor der Farbe, bedingt für sich allein (ohne **B**) eine blaßgelbliche Farbe. Pflanzen ohne diesen Faktor haben weiße Blüten.

AABBCCDD violett haarig	AAbBCCDD violett haarig	aABBCCDD violett haarig	aAbBCCDD violett haarig
AABbCCDD violett haarig	AAbbCCDD gelb kahl	aABbCCDD violett haarig	aAbbCCDD gelb kahl
AaBBCCDD violett haarig	AabBCCDD violett haarig	aaBBCCDD weiß kahl	aabBCCDD weiß kahl
AaBbCCDD violett haarig	AabbCCDD gelb kahl	aaBbCCDD weiß kahl	aabbCCDD weiß kahl

B 2. Faktor für rote Farbe, nur wirksam in Gegenwart von **A**.

C Faktor für Modifikation von rot in violett.

D Faktor für Ausbildung von Haaren auf den Blättern, nur wirksam in Gegenwart von **A** und **B**.

Führt man Kreuzungen mit verschiedenen Sippen von Levkoien aus, so scheinen zunächst die Ergebnisse der einzelnen Versuche einander direkt zu widersprechen. Mit Hilfe der eben genannten vier Erbeinheiten **A**, **B**, **C** und **D** werden freilich die Resultate völlig verständlich.

Wir wollen z. B. einmal eine Kreuzung ausführen zwischen einer unbehaarten weißen Pflanze von der Formel **aaBBCCDD** und einer unbehaarten gelblichen von der Formel **AAbbCCDD**.

Digitized by Google

F_1 hat dann die Formel **AaBbCCDD**. Die F_1-Pflanzen sind alle violett und behaart, und zwar violett, weil sie sowohl **A** wie **B** und **C** enthalten, und behaart, weil sie ja **A** wie **B** und **D** enthalten. Die aus Selbstbefruchtung dieser F_1-Pflanzen gewonnene F_2-Generation zeigt nun eine sehr eigenartige Spaltung in 9 Teile violett haarig, 3 Teile gelb kahl, und 4 Teile weiß kahl. Im einzelnen ist diese Spaltung in dem vorstehenden Schema (S. 105) analysiert.

Wir haben danach auch theoretisch dieses gefundene Verhältnis zu erwarten. In diesem Falle sind alle violetten Pflanzen, welche hier in F_2 herausmendeln, haarig, alle gelben und weißen kahl.

Andere Kreuzungen geben aber auch unter den violetten Pflanzen zwei Kategorien, nämlich haarige und kahle. Ein solcher Kreuzungsversuch sei hier noch mitgeteilt und zwar gleich in der Form des üblichen Schemas.

AABBCCdd violett kahl	×	aaBBCCDD weiß kahl	P_1
AaBBCCDd violett haarig			F_1

Gameten von F_1	ABCD	ABCd	aBCD	aBCd
ABCD	AABBCCDD violett haarig	AABBCCdD violett haarig	aABBCCDD violett haarig	aABBCCdD violett haarig
ABCd	AABBCCDd violett haarig	AABBCCdd violett kahl	aABBCCDd violett haarig	aABBCCdd violett kahl
aBCD	AaBBCCDD violett haarig	AaBBCCdD violett haarig	aaBBCCDD weiß kahl	aaBBCCdD weiß kahl
aBCd	AaBBCCDd violett haarig	AaBBCCdd violett kahl	aaBBCCDd weiß kahl	aaBBCCdd weiß kahl

F_2

Digitized by Google

Hier treten demnach in F_2 folgende Kategorien auf: 9 Teile violett haarig, 3 Teile violett kahl, und 4 Teile weiß kahl.

Auf Grund der S. 105 angegebenen mendelnden Erbeinheiten sind alle diese und zahlreiche andere Kreuzungsversuche ohne weiteres verständlich. Ursprünglich sind natürlich nur die Resultate der Kreuzungsversuche bekannt gewesen und erst danach mußten dann die mendelnden Erbeinheiten so formuliert werden, daß die Versuche dadurch verständlich wurden. Hat man erst einmal die Erbeinheiten richtig formuliert, dann sind solche Versuche sehr leicht zu übersehen, aber es kostet oft sehr viele Mühe und sehr viele verkehrte Hypothesen, ehe man die richtige Erklärung findet!

Solche Beispiele, daß eine Erbeinheit, wie hier die Erbeinheit **B** sich in ganz verschiedenen Organen und in scheinbar ganz verschiedenen Eigenschaften, wie Haarigkeit der Blätter und Farbe der Blüten äußert, sind heute schon ziemlich viele bekannt.

Voraussetzung dafür, daß man diese Fälle erkennen kann, ist aber immer, daß man eine Spezies schon sehr weitgehend durch Kreuzungsversuche analysiert hat.

Wir können es heute wohl als eine ganz allgemeine Regel aussprechen, daß eine Erbeinheit sich in ganz verschiedenen Organen und in sehr verschiedener Weise äußern kann, und ebenso hatten wir schon vorher in der letzten Vorlesung gehört, daß ein und dasselbe Außenmerkmal, etwa eine bestimmte Blütenfarbe, nicht bloß von einer, sondern von zahlreichen Erbeinheiten beeinflußt werden kann, ja wir können heute wohl schon sagen, immer beeinflußt wird.

Es sind uns ferner auch Fälle bekannt, wo ganz verschiedene Erbeinheiten sich in ganz gleicher oder doch sehr ähnlicher Weise äußern. Sehr schöne Beispiele hierfür hat NILSSON-EHLE (265) in seinen ausgezeichneten „Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen" mitgeteilt. Die Sachlage ist hier die, daß eine Kreuzung zwischen einem rotsamigen Weizen und einem weißsamigen eine etwas heller rote F_1 gibt, aber in F_2 erfolgt nun scheinbar keine Spaltung, sondern alle F_2-Planzen sind ebenfalls rotsamig, allerdings ziemlich ungleich dunkel. Teils sind die Pflanzen so dunkelrot, wie die rote Stammrasse, teils in verschiedenen Abstufungen heller, aber ohne daß deutlich einzelne Kategorien abgegrenzt werden könnten.

So fand NILSSON-EHLE, daß von 7 geselbsteten F_1-Pflanzen aus solchen Kreuzungen 6 nur wieder mehr oder weniger dunkelrotsamige

Digitized by Google

Nachkommenschaft ergaben, und nur 1 gab unter 55 roten Pflanzen eine einzige weiße. In der nachstehenden Tabelle ist die Deszendenz dieser 7 F_1-Pflanzen mitgeteilt:

Pflanze	F_2	
Nr.	rot	weiß
I	78	0
II	30	0
III	49	0
IV	31	0
V	86	0
VI	110	0
VII	55	1

Hier erfolgte also anscheinend teils gar keine Spaltung oder aber eine Spaltung in einem ganz eigentümlichen bisher noch nie beobachteten Verhältnis. Wo des Rätsels Lösung liegt, hat erst die Analyse der F_3-Generation ergeben. Es ist wohl am leichtesten, die Sachlage zu verstehen, wenn ich auch hier gleich den Schlüssel gebe und dann erst das ohne diesen Schlüssel gar nicht verständliche Verhalten der F_3-Generation beschreibe.

Die Lösung ist die, daß die rote Kornfarbe beim Weizen durch 3 mendelnde Erbeinheiten hervorgerufen wird, von denen aber jede für sich allein schon genügt, um eine deutliche rote Färbung hervorzurufen. Bezeichnen wir diese 3 Erbeinheiten mit **R**, **S** und **T**, so ist die Formel der ursprünglichen roten P_1-Rasse **RRSSTT** und die der weißen P_1-Rasse **rrsstt**. F_1 ist dann **RrSsTt**, und derartige F_1-Pflanzen bilden 8 verschiedene Kategorien von Sexualzellen nämlich:

RST, RSt, RsT, Rst, rST, rSt, rsT, rst.

Diese 8 Kategorien von Sexualzellen können sich in nebenstehenden 64 verschiedene Kombinationen vereinigen (S. 109).

Wie die Tabelle zeigt, müssen von diesen 64 Kombinationen 63 rote und nur 1 weiße Kornfarbe ergeben. Diese 63 roten Kategorien von F_2-Individuen werden nun aber in F_3 im einzelnen ein sehr verschiedenes Verhalten zeigen, wie ebenfalls aus der Tabelle ersichtlich ist. So wird ein erster Teil (37 Kategorien) konstante rote F_3 ergeben, ein zweiter Teil (8 Kategorien) wird in F_3 aufspalten nach 63 rot : 1 weiß, ein dritter Teil (12 Kategorien) wird spalten in 15 rot : 1 weiß, ein vierter Teil endlich (6 Kategorien) wird spalten nach 3 rot : 1 weiß. Mit diesen theoretischen Folgerungen stehen die Befunde von Nilsson-Ehle in vollster Übereinstimmung.

Zunächst für F_2 ist zu erwarten, daß nur auf 63 rote Individuen 1 weißes gefunden wird. Mit einiger Sicherheit wird man also nur bei

Digitized by Google

Mögliche Kombinationen der Sexualzellen	F_2	F_3	Mögliche Kombinationen der Sexualzellen	F_2	F_3
1) RST × RST	rot	konstant	33) rST × RST	rot	konstant
2) RST × RSt	„	„	34) rST × RSt	„	„
3) RST × RsT	„	„	35) rST × RsT	„	„
4) RST × Rst	„	„	36) rST × Rst	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß
5) RST × rST	„	„	37) rST × rST	„	konstant
6) RST × rSt	„	„	38) rST × rSt	„	„
7) RST × rsT	„	„	39) rST × rsT	„	„
8) RST × rst	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß	40) rST × rst	„	spaltend in 15 rot : 1 weiß
9) RSt × RST	„	konstant	41) rSt × RST	„	konstant
10) RSt × RSt	„	„	42) rSt × RSt	„	„
11) RSt × RsT	„	„	43) rSt × RsT	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß
12) RSt × Rst	„	„	44) rSt × Rst	„	„ „ 15 „ : 1 „
13) RSt × rST	„	„	45) rSt × rST	„	konstant
14) RSt × rSt	„	„	46) rSt × rSt	„	„
15) RSt × rsT	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß	47) rSt × rsT	„	spaltend in 15 rot : 1 weiß
16) RSt × rst	„	„ „ 15 „ : 1 „	48) rSt × rst	„	„ „ 3 „ : 1 „
17) RsT × RST	„	konstant	49) rsT × RST	„	konstant
18) RsT × RSt	„	„	50) rsT × RSt	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß
19) RsT × RsT	„	„	51) rsT × RsT	„	konstant
20) RsT × Rst	„	„	52) rsT × Rst	„	spaltend in 15 rot : 1 weiß
21) RsT × rST	„	„	53) rsT × rST	„	konstant
22) RsT × rSt	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß	54) rsT × rSt	„	spaltend in 15 rot : 1 weiß
23) RsT × rsT	„	konstant	55) rsT × rsT	„	konstant
24) RsT × rst	„	spaltend in 15 rot : 1 weiß	56) rsT × rst	„	spaltend in 3 rot : 1 weiß
25) Rst × RST	„	konstant	57) rst × RST	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß
26) Rst × RSt	„	„	58) rst × RSt	„	„ „ 15 „ : 1 „
27) Rst × RsT	„	„	59) rst × RsT	„	„ „ 15 „ : 1 „
28) Rst × Rst	„	„	60) rst × Rst	„	„ „ 3 „ : 1 „
29) Rst × rST	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß	61) rst × rST	„	„ „ 15 „ : 1 „
30) Rst × rSt	„	„ „ 15 „ : 1 „	62) rst × rSt	„	„ „ 3 „ : 1 „
31) Rst × rsT	„	„ „ 15 „ : 1 „	63) rst × rsT	„	„ „ 3 „ : 1 „
32) Rst × rst	„	„ „ 3 „ : 1 „	64) rst × rst	weiß	konstant

F_2-Generationen von mehreren 100 Individuen darauf rechnen können, daß auch im Versuche weiße Individuen auftreten. Daß von den 7 untersuchten F_2-Generationen, deren jede ja meistens weniger als 64 Individuen umfaßte, nur in einer einzigen auch eine weiße Pflanze beobachtet wurde, ist daher vollkommen verständlich.

Ganz einwandsfrei ist nun aber die Übereinstimmung zwischen Theorie und Praxis in der F_3-Generation.

Digitized by Google

Auf Grund der Theorie war zu erwarten, daß von 63 roten F_2-Pflanzen

37 konstant rote F_3 ergeben müssen
8 spalten nach 63 rot : 1 weiß
12 spalten nach 15 rot : 1 weiß
6 spalten nach 3 rot : 1 weiß

NILSSON-EHLE untersuchte 78 rote F_2-Pflanzen d. h. von 78 selbstbefruchteten F_2-Pflanzen wurde die nächste Generation auf getrennten Beeten großgezogen. Das Resultat dieser Untersuchung der 78 Pflanzen gebe ich wieder in Tabellenform.

F_2 Pflanze Nr.	F_3 rot	F_3 weiß	F_2 Pflanze Nr.	F_3 rot	F_3 weiß	F_2 Pflanze Nr.	F_3 rot	F_3 weiß	F_2 Pflanze Nr.	F_3 rot	F_3 weiß
1	42	2	21	37	2	41	55	18	61	13	0
2	15	0	22	58	0	42	82	0	62	12	0
3	85	0	23	26	0	43	68	21	63	7	0
4	24	0	24	13	0	44	58	0	64	152	0
5	13	0	25	13	0	45	42	1	65	74	0
6	95	0	26	18	0	46	36	0	66	88	0
7	42	17	27	25	0	47	61	0	67	58	0
8	65	0	28	34	0	48	69	0	68	47	2
9	37	0	29	34	0	49	56	0	69	108	0
10	21	0	30	6	0	50	24	1	70	125	2
11	57	0	31	4	0	51	38	0	71	59	3
12	51	1	32	15	0	52	23	0	72	40	2
13	60	6	33	23	0	53	9	2	73	86	9
14	69	0	34	29	0	54	37	0	74	45	1
15	41	3	35	167	0	55	33	11	75	72	0
16	29	7	36	30	0	56	36	0	76	67	8
17	52	2	37	38	12	57	32	0	77	42	0
18	33	9	38	81	6	58	47	0	78	14	1
19	52	4	39	73	0	59	25	2			
20	49	0	40	61	1	60	18	0			

Von den 78 Pflanzen ergaben also **50** nur rote Deszendenz, **8** (7, 16, 18, 37, 41, 43, 53, 55) spalten nach 3 rot : 1 weiß, **15** (1, 13, 15, 17, 19, 21, 38, 50, 59, 68, 71, 72, 73, 76, 78) spalteten offenbar nach dem Verhältnis 15 rot : 1 weiß, **5** (12, 40, 45, 70, 74) spalteten offenbar nach 63 rot : 1 weiß.

Daß die F_2-Pflanzen von viererlei Art sind, ist demnach auch im Versuch gefunden worden. Die Häufigkeit der viererlei roten F_2-Pflanzen

Digitized by Google

sollte nun nach der Theorie sein: **37** konstant, **8** spaltend nach 63 : 1, **12** spaltend nach 15 : 1, **6** spaltend nach 3 : 1. Gefunden wurden die Verhältniszahlen 50 : 5 : 15 : 8, also anscheinend etwas zu viel konstant rote. Aber es ist sehr wahrscheinlich, daß unter den als konstant rot gezählten ein großer Teil in Wirklichkeit nach 63 : 1 spaltete, nur blieb der geringen Individuenzahl wegen diese Spaltung unbeachtet.

Das Wesentliche ist, daß wir hier 3 unabhängig mendelnde Erbeinheiten kennen gelernt haben, von denen jede für sich allein schon genügt, um eine deutliche Rotfärbung hervorzurufen. Eine Weizenpflanze, die eine von den 3 Erbeinheiten enthält, hat rote Körner, eine die zwei davon enthält, hat ebenfalls rote Körner, aber um eine Kleinigkeit dunkler, und eine Pflanze, die alle drei Erbeinheiten enthält, ist auch rot, aber wiederum etwas dunkler.

Für unser Auge sind die Unterschiede zwischen einfach, doppelt und dreifach roten Pflanzen wenig deutlich und vor allem transgredieren die Modifikationskurven der 3 Kategorien von rot; es ist deshalb in F_2 einer solchen Kreuzung nicht möglich, äußerlich schon etwa eine **SSRRtt**-Pflanze sicher von einer **SSrrtt**-Pflanze zu unterscheiden usw. Was man sieht ist nur, daß die roten F_2-Pflanzen nicht gleich dunkel sind, sondern ziemlich ungleich.

Diese Erscheinung, daß von mehreren (oft wohl mehr als 3) Erbeinheiten jede für sich allein schon genügt, um eine Außeneigenschaft hervorzurufen, und daß ein gleichzeitiges Vorhandensein von mehreren von diesen Erbeinheiten nur die Intensität des Außenmerkmals steigert, quasi durch Summation ihrer Wirkungen, ist zweifellos sehr häufig.

Kurz besprechen wollen wir hier nur noch einen ebenfalls von NILSSON-EHLE gefundenen Fall, der in Fig. 22 (S. 112) dargestellt ist. Auch die Spelzenfarbe des Hafers hängt von mehreren Erbeinheiten ab, es gibt z. B. zwei, deren jede für sich allein schon eine schwärzliche Spelzenfarbe bedingt. Eine Pflanze, der diese beiden Faktoren, die etwa **S** und **Z** heißen mögen, fehlen — eine **sz**-Pflanze — hat weiße Spelzenfarbe (Fig. 22a) eine Pflanze, die beide Faktoren enthält — eine **SZ**-Pflanze — hat sehr dunkel gefärbte Spelzen wie Fig. 22b, eine **Sz**-Pflanze ist in Fig. 22c, eine **sZ**-Pflanze in Fig. 22d abgebildet. Auch hier bekommt man durch die Kreuzung einer weißspelzigen — **sz** — mit einer dunkel schwarzspelzigen — **SZ** — Pflanze ganz ähnliche Resultate wie in dem vorher eingehend besprochenen Beispiele von Weizen.

Digitized by Google

Wenn, wie in den eben besprochenen Fällen, ein Merkmal von mehreren Erbeinheiten hervorgerufen wird, deren jede aber für sich allein schon wirksam ist, so hat das nun auch sonst eigenartige Folgen, kann Spaltungsverhältnisse verursachen, die zunächst ganz paradox zu

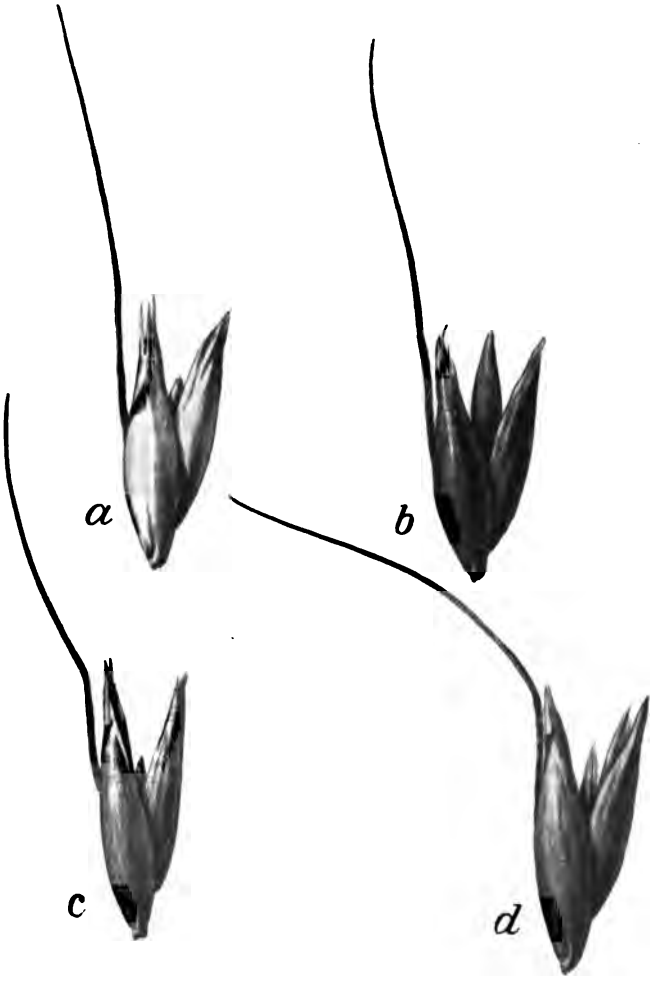


Fig. 22. In der Spelzenfarbe verschiedene Rassen von Hafer *(Avena sativa)*. a Eine Rasse ohne beide Farbenfaktoren, b eine Rasse mit beiden, c und d Rassen mit nur je einem Faktor. (Nach Originalexemplaren von NILSSON-EHLE.) In natura ist die Farbe ein dunkles Braun.

sein scheinen. Darüber wollen wir uns an einem andern Beispiel aus NILSSON-EHLES Versuchen unterrichten.

Auch die Rispenform des Hafers wird von zahlreichen selbstständig mendelnden Erbeinheiten beeinflußt. Wir kennen heute bereits

Digitized by Google

mehrere Faktoren, deren jeder für sich allein schon genügt, um allseitswendige Rispen Fig. 23 („Rispenhafer") hervorzurufen, während

Fig. 23. Steifrispenhafer (nach einer Originalpflanze von NILSSON-EHLE). Enthält nur einen von den beiden Faktoren für Allseitswendigkeit und abstehende Rispenäste.

Fig. 24. Fahnenhafer (nach einer Originalpflanze von NILSSON-EHLE). Enthält keinen der beiden Faktoren für Allseitswendigkeit und abstehende Rispenäste.

eine Haferpflanze, die keinen von diesen Faktoren enthält, einseitswendige Rispen, Fig. 24, aufweist, ein „Fahnenhafer" ist.

Wir wollen nur zwei von diesen Faktoren, die **A** und **B** heißen mögen, besprechen. Eine Pflanze von der Formel **AAbb**, die einen von diesen zwei Faktoren enthält, ist ein Steifrispenhafer (Fig. 23). Eine Pflanze, die nur den andern von diesen beiden Faktoren enthält (**aaBB**), ist ebenfalls ein Steifrispenhafer und ist von einer **AAbb**-Pflanze äußerlich nicht sicher unterscheidbar.

Eine Pflanze, welche beide Faktoren enthält — eine **AABB**-Pflanze — ist auch ein Rispenhafer, aber die Wirkungen der beiden Faktoren für allseitswendige Äste summieren sich gewissermaßen, derartige Pflanzen haben viel stärker abstehende Rispenäste (Fig. 25). Es entspricht dies

Fig. 25. Schlaffrispenhafer (nach einer Originalpflanze von NILSSON-EHLE). Enthält zwei Faktoren für Allseitswendigkeit und abstehende Rispenähre.

Digitized by Google

alles völlig dem, was wir bei der Kornfarbe des Weizens ja schon gehört haben.

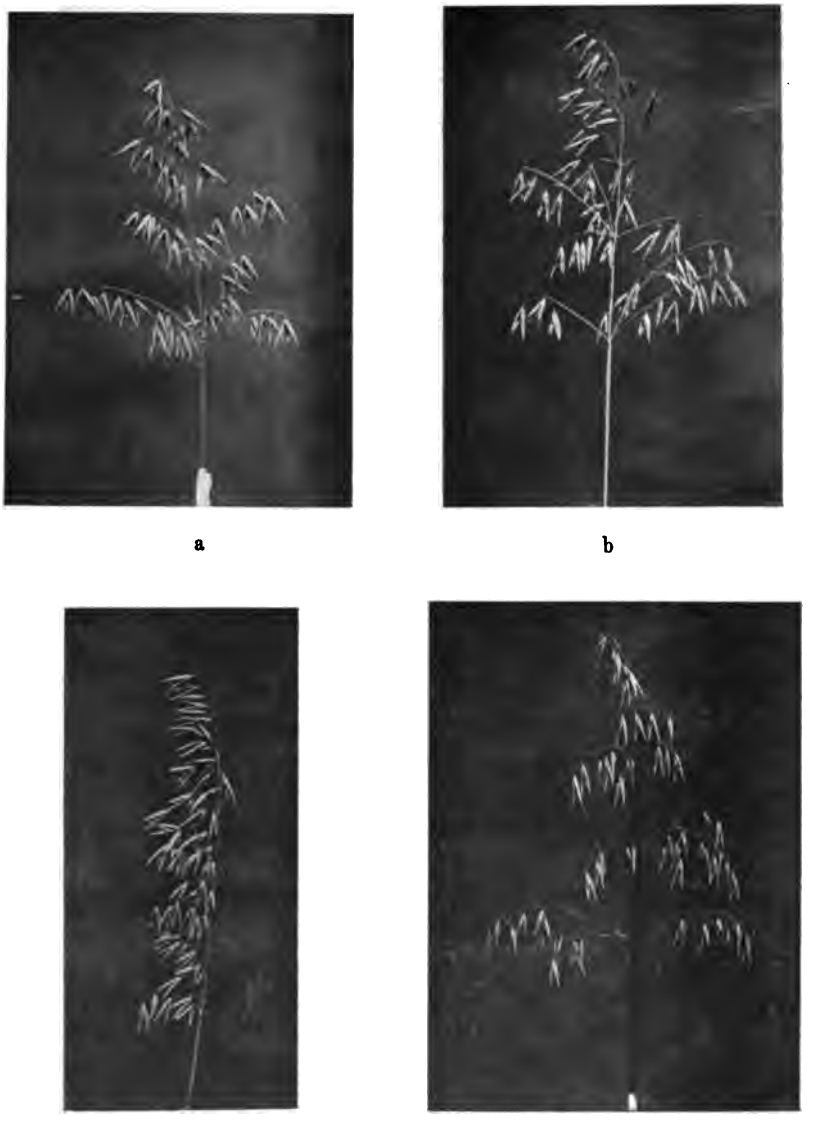


Fig. 26. Zwei Streifrispenhafer (a und b), sowie ein Fahnenhafer (c) und ein Schlafrispenhafer (d) aus F_2 der Kreuzung a × b. (Nach Pflanzen aus NILSSON-EHLES Versuchen.)

Kreuzt man einen Rispenhafer von der Formel **AAbb** mit einem Fahnenhafer **aabb**, so ist F_1 meistens ein wenig ausgeprägter Rispen-

Digitized by Google

hafer, und in F_2 erfolgt eine Spaltung in Rispenhafer und Fahnenhafer; Fahnenhafer ist „rezessiv" gegen Rispenhafer, wie man sich häufig ausdrückt. Das gleiche Resultat bekommt man aus der Kreuzung **aaBB** × **aabb**. Kreuzt man aber einen konstanten Rispenhafer von der Formel **AAbb** (Fig. 26a) mit einem andern konstanten Rispenhafer **aaBB** (Fig. 26b), so ist F_1 auch ein Rispenhafer und in F_2 erfolgt eine Spaltung, man bekommt:

1. Pflanzen mit viel ausgeprägterem breiterem Rispentypus als dem der Eltern Fig. 26d.
2. Pflanzen, die ungefähr den Rispentypus der Eltern zeigen.
3. Typischen Fahnenhafer (Fig. 26c).

Diese Spaltung, vor allem die zunächst paradoxe Tatsache, daß aus der Kreuzung zweier ganz ähnlich aussehenden konstanten Sippen mit einem „dominierenden" Merkmal („Rispenhafer") in F_2-Individuen auftreten, welche die sonst bei Kreuzungen rezessive „Fahnen"-Form zeigen, ist auf Grund der Erklärung, die NILSSON-EHLE gegeben hat, völlig verständlich: Die Kategorie 1 der in F_2 auftretenden Pflanzen besteht aus den auch theoretisch zu erwartenden **AABB**-Individuen, die Kategorie 2 aus den **AAbb**, **aaBB**, **AaBb** usw. Pflanzen und endlich die Kategorie 3 aus den Individuen mit der Formel **aabb**, die aus einer solchen Kreuzung ebenfalls heraus mendeln müssen.

Die bisher besprochenen Beispiele genügen wohl, um die Beziehungen zwischen den „Erbeinheiten" und den „Außeneigenschaften" verständlich zu machen. — Man kann nun die Frage aufwerfen, besteht zwischen der Zahl der Erbeinheiten, in welchen zwei Sippen verschieden sind, und der Größe des morphologischen Unterschiedes irgend eine Beziehung? — Diese Frage ist zu verneinen. Es können zwei Sippen in sehr wenigen Erbeinheiten verschieden sein trotz sehr großer morphologischer Unterschiede und umgekehrt. Und ein und derselbe äußerliche morphologische Unterschied kann einmal auf einer sehr großen, das andere Mal auf einer sehr kleinen Verschiedenheit in der „Erbformel" beruhen. Das ist sehr schön an *Antirrhinum* zu zeigen. Eine konstante weiße Rasse mit der Blütenfarbe der Fig. 1 auf Tafel I und eine konstante schwarzrote Rasse wie Fig. 10 Taf. I können sich unter Umständen nur in einer einzigen Erbeinheit unterscheiden, weiß von der Formel: **bbCCFFAARRMMLLDDgg**, schwarzrot von der Formel: **BBCCFFAARRMMLLDDgg**, der Unterschied kann aber, ohne daß man das äußerlich irgendwie den Pflanzen ansehen könnte, auf 9 Erbeinheiten beruhen, wenn etwa die weiße Pflanze die Formel **bbccffaarrmmlldd GG** hat.

Digitized by Google

Weitere solche Fälle aufzuzählen ist nicht nötig. Dafür daß Zahl, der verschiedenen Erbeinheiten und Größe des morphologischen Unterschiedes einander absolut nicht entsprechen, können Sie sich selbst zahlreiche Beispiele aus den im Laufe dieser Vorlesungen schon besprochenen Kreuzungsversuchen zusammenstellen.

Besonders die kleinen morphologischen Unterschiede zwischen den einzelnen wilden „Elementararten" einer „Großart" (*Draba verna* z. B.) beruhen sehr häufig auf einer großen Zahl selbständig mendelnder Erbeinheiten[1]). Viele Beobachtungen über angeblich nicht mendelnde Bastarde finden so ihre Erklärung. Es ist ganz ungemein schwierig, eine Spaltung zu erkennen und zu analysieren, wenn die Verschiedenheiten zwischen den herausmendelnden Kategorien sehr klein sind und noch dazu „transgredieren" (S. 64).

Vorlesung VIII

Eigenartige Zahlenverhältnisse in F_2 und ihre Ursachen. — Einzelne Kombinationen geben keine lebensfähige Individuen. — Faktorenkoppelung. — Faktorenabstoßung. — Verschiedenheiten zwischen den männlichen und weiblichen Sexualzellen des gleichen Individuums. — Sogenannte „unreine" Spaltungen.

Außer den in der letzten Vorlesung besprochenen Fällen von Komplikationen, die bei Bastardspaltungen zunächst unverständliche Resultate verursachen, kennen wir auch noch einige weitere Erscheinungen, die in F_2 ein Spalten nach Zahlenverhältnissen hervorrufen, die völlig von den gewohnten abweichen.

Ein solcher Fall von abweichenden Zahlenverhältnissen in F_2 ist von CORRENS (69) untersucht und klargelegt worden. Er kreuzte eine Maisrasse, die Stärke im Nährgewebe (Endosperm) der Samen aufspeichert, mit einer anderen, welche Dextrin im Endosperm hat. Der Dextrin- bezw. Stärkegehalt ist schon äußerlich den Samen anzusehen, Samen der Stärkerasse sind prall gefüllt, haben eine glatte Oberfläche, die Samen der Dextrin-Rasse sind runzelig (Fig. 27). Bei der Kreuzung ist F_1 stärkehaltig, F_2 besteht für gewöhnlich aus $^3/_4$ stärkehaltigen und $^1/_4$ dextrinhaltigen Pflanzen. Offenbar enthält also die Stärkerasse einen

[1]) Besonders auffällig ist das nach eigenen noch unveröffentlichten Versuchen bei den Elementararten von *Antirrhinum Orontium*.

Digitized by Google

Faktor, der Dextrin in Stärke umwandelt. Der Dextrinrasse fehlt dieser Faktor.

Bei der Kreuzung von einer ganz bestimmten Stärkerasse aber, „weißer Spitzkornmais“ mit einer bestimmten Dextrinrasse „schwarzer Zuckermais“, traten abweichende Verhältnisse auf. F_1 war zwar auch, wie erwartet, stärkehaltig, aber F_2 bestand nicht aus $^3/_4$ stärkehaltigen und $^1/_4$ dextrinhaltigen Pflanzen, sondern es waren viel zu viel stärkehaltige und viel zu wenig dextrinhaltige Pflanzen vorhanden. Von 8924 F_2 Individuen waren 7531 stärkehaltig und nur 1393 dextrinhaltig, statt 6693 : 2231. Bei der großen Individuenzahl kann eine derartige Abweichung nicht mehr gut eine rein zufällige sein, sondern es muß irgend eine bestimmte Ursache hierfür vorliegen. CORRENS

a b c

Fig. 27. Maiskörner. a Dextrinmais, c Stärkemais, (b Xenienkorn (Vorl. XIII)). (Nach CORRENS.)

diskutiert verschiedene mögliche Ursachen. Zunächst könnte ein solches abweichendes Zahlenverhältnis dadurch bedingt werden, daß von den F_2-Pflanzen die zweierlei Kategorien von Sexualzellen nicht in gleicher Zahl gebildet werden. Wenn z. B. statt 50% Sexualzellen mit dem Faktor „Fähigkeit zur Umwandlung von Dextrin in Stärke“ und 50% ohne diesen Faktor, etwa 60% mit und 40% ohne ihn gebildet werden, dann müßten in F_2 Zahlenverhältnisse herauskommen wie die im Versuch gefundenen.

Diese Frage, ob die beiderlei Sexualzellen in gleicher oder ungleicher Zahl gebildet werden, läßt sich nun experimentell entscheiden, einfach dadurch, daß man den Bastard rückkreuzt mit dem Elter, welcher den Faktor für Stärkebildung nicht enthält. Bildet der Bastard 50% Sexualzellen mit und 50% ohne den Stärkefaktor, dann muß eine Rückkreuzung mit diesem Elter 50% stärkehaltige und 50% dextrinhaltige Individuen geben. Bildet der Bastard 60% mit und 40% ohne den Faktor, dann muß eine solche Rückkreuzung 60% Stärke- und 40% Dextrinindividuen geben. Das Mengenverhältnis, in dem die beiderlei

Digitized by Google

Sexualzellen des Bastardes gebildet werden, wird also direkt durch die Rückkreuzung erkennbar.

Entsprechende Versuche von CORRENS ergaben nun, daß von 1769 durch eine solche Rückkreuzung gewonnenen Individuen 898 stärkehaltig und 871 dextrinhaltig waren. Danach bildet der Bastard also ganz offenbar die beiderlei Sexualzellen in gleicher Zahl auf.

Nachdem dies festgestellt ist, bleibt für die Erklärung der abweichenden Zahlenverhältnisse in F_2 aus Selbstbefruchtung nur noch die Annahme übrig, daß von den theoretisch möglichen 4 Kombinationen der beiderlei Sexualzellen nicht alle sich gleich leicht verwirklichen, daß z. B. zwischen Sexualzellen, die beide den Faktor für Stärkebildung nicht enthalten, überhaupt nicht oder nur selten ein Sexualakt zustande käme, oder, wenn er auch zustande kommt, nicht lebenskräftige Nachkommen ergäbe. Diese Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit dadurch, daß CORRENS auch einen anderen sicheren Fall beobachtet hat, wo alle Sexualzellen, welche eine bestimmte Erbeinheit (Fähigkeit zur Bildung einer blauen Kleberschicht im Maiskorn) übertragen, miteinander nur ausnahmsweise zu lebenskräftigen Pflanzen sich vereinigen. Die homozygotische blaue Rasse gibt bei Selbstbefruchtung sehr schlecht Samen, ist mehr oder weniger „selbststeril". Die Bastarde zwischen dieser selbststerilen blauen und einer selbstfertilen nichtblauen Rasse geben in F_2 nicht blaue selbstfertile und blaue selbststerile Individuen. Ein Befund, der kaum anders gedeutet werden kann, als daß zwischen Sexualzellen, die beide den Faktor für blau enthalten, ein erfolgreicher Sexualakt nicht so leicht zustande kommt, wie zwischen Sexualzellen, die entweder beide ihn nicht enthalten oder von denen ihn nur eine enthält.

Eine zweite solche, nicht allzu selten vorkommende Ursache für unerwartete Zahlenverhältnisse in F_2 ist die, daß einzelne von den möglichen Kombinationen der Sexualzellen eines Bastardes nicht lebensfähige, absterbende Embryonen ergeben. Ein sehr einfacher derartiger Fall ist bei *Antirrhinum* bekannt (BAUR 17, 21). Die normale grüne Blattfärbung hängt hier, wie überhaupt bei allen daraufhin untersuchten Pflanzen, ab von einer ganzen Anzahl verschiedener Erbeinheiten, unter andern von folgenden:

Z Voraussetzung für Färbung der Blattchromatophoren überhaupt, alle **zz**-Pflanzen haben völlig farblose Chromatophoren also rein weiße Blätter und sind nur als Parasiten lebensfähig. Für sich allein, ohne die Gegenwart eines der anderen Blattfarbenfaktoren bewirkt **Z** gelbe Farbe der Chromatophoren. Auch derartige gelbe Pflanzen können noch nicht assimilieren und sind nicht selbständig lebensfähig.

Digitized by Google

Y Macht in Pflanzen, die **Z** enthalten, eine schwachgrüne Färbung, die Chlorinafarbe. Fehlen von **Y** in Pflanzen, die **Z** enthalten, ergibt, wie oben unter **Z** schon gesagt, eine rein gelbe Farbe der Blätter.

N Macht in Pflanzen, die **Z** und **Y** enthalten, normal grüne Farbe der Chromatophoren.

Pflanzen, die nun homozygotisch in **Z** und **N**, aber heterozygotisch in **Y** sind, zeigen kein reines Grün, sondern haben eine intensiv gelbgrüne Färbung, die als „aurea"-Färbung bezeichnet wird. Die Aurea-Pflanzen sind beliebte Zierpflanzen.

Da alle Aurea-Individuen Heterozygoten sind, ist es natürlich nicht möglich, eine konstante Aurea-Rasse zu züchten ebensowenig, wie man ja auch die ebenfalls heterozygotischen blauen Andalusier (Vorl. IV) konstant züchten kann.

Bei Selbstbefruchtung geben die Aurea-Individuen ein Aufspalten in $^1/_3$ grüne und $^2/_3$ Aurea-Pflanzen. Eine genaue Untersuchung der ganz jungen Keimlinge ergibt aber, daß auch hier, ganz wie es nach der Theorie zu erwarten ist, $^1/_4$ grüne, $^2/_4$ aurea und $^1/_4$ gelbe Keimpflanzen aus den Samen hervorgehen, aber die sämtlichen gelben Keimpflanzen, die ja nicht assimilieren können, sterben nach wenigen Tagen. Es bleiben nur $^1/_4$ grüne und $^2/_4$ Aurea-Pflanzen übrig. Wenn man daher eine Untersuchung der Deszendenz solcher **ZZYyNN**-Pflanzen nicht schon sehr frühzeitig vornimmt, findet man die sonderbare Aufspaltung nach 1 grün: 2 aurea. So gab eine Anzahl selbstbefruchteter Aurea-Pflanzen in meinen Versuchen **573** Aurea und **286** grüne Pflanzen (genau 2 : 1 wäre: ***572***, 666 : ***286***, 333).

Daß die Aureapflanzen ganz regelrecht 50% **ZYN** und 50% **ZyN** Sexualzellen bilden, zeigt jede Kreuzung einer Aureapflanze mit einer grünen Pflanze von der Formel **ZZYYNN**, man erhält dann nämlich 50% Aurea- und 50% grüne Pflanzen. In meinen Versuchen waren von 1178 in einigen solchen Rückkreuzungen enthaltenen Pflanzen **597** aurea und **581** grün (genau 1 : 1 wäre ***589*** : ***589***).

Einen ganz ähnlichen Fall, wo ebenfalls eine homozygotische Kombination nicht lebensfähige Individuen erzielt, hat in neuester Zeit CASTLE (60a) bei Mäusen beschrieben. Schon in Vorl. VI war erwähnt, daß es außer den dort genannten gelben Mäusen noch eine andere Art von gelben Tieren gebe. Alle gelben Mäuse dieser zweiten Sorte, die bisher untersucht worden waren, hatten sich als Heterozygoten erwiesen. Homozygotisch gelbe Tiere dieser Art hat noch kein Züchter gefunden. CASTLE zog aus der Paarung gelb × gelb 1235 Junge und davon waren 800 gelb und 435 nicht gelb (schwarz, braun usw., je nach

Digitized by Google

der Formel der Elterntiere). In früheren analogen Versuchen hatte CUÉNOT (97—100) erhalten 263 gelb : 100 nicht gelb. Insgesamt bestand die Nachkommenschaft aus der Paarung gelb × gelb in CASTLES und CUÉNOTS Versuchen aus 1063 gelb : 535 nicht gelb. Das ist fast genau das Verhältnis 2 : 1. Auch die Resultate von Kreuzungsversuchen zwischen gelb und nicht gelb ergeben mit Sicherheit, daß alle diese gelben Tiere Heterozygoten sind. Die Erblichkeitsverhältnisse sind danach bei diesen gelben Mäusen in allem wesentlichen denen der Aureasippen vom *Antirrhinum* analog, nur sterben die homozygotisch gelben Mäuse wahrscheinlich schon in den allerersten Stadien der Embryonalentwicklung, oder es kommt zwischen zwei „gelben" Gameten hier überhaupt keine Befruchtung zustande.

Eine weitere Gruppe von Tatsachen, mit der wir uns jetzt bekannt machen müssen, sind sehr eigentümliche Besonderheiten bei der Verteilung der einzelnen selbständig mendelnden Erbeinheiten auf die Sexualzellen eines Bastardes, die man als Koppelung (coupling) und Abstoßung von Erbeinheiten (spurious allelomorphism) bezeichnet. Einigermaßen genau bekannt sind erst sehr wenige Fälle. Der erste Fall von Faktorenkoppelung ist durch BATESON (14) und seine Mitarbeiter bei *Lathyrus odoratus*, der spanischen Wicke gefunden worden. Die Pflanze ist sehr weitgehend auf ihre Erbeinheiten hin untersucht. Wir wissen, daß z. B. die Blütenfarbe von einer ganzen Reihe von mendelnden Erbeinheiten abhängt, die sich folgendermaßen formulieren lassen:

C Erster Faktor für rote Farbe, wirkt nur zusammen mit **R**.

R Zweiter Faktor für rote Farbe, wirkt nur zusammen mit **C**.

B Faktor, der die durch **C** und **R** bedingte rote Farbe in violett modifiziert.

Einige weitere Faktoren beeinflussen die durch die Faktoren **C**, **R** und **B** bedingte Farbe noch weiterhin in ähnlicher Weise, wie wir das von den Faktoren **D**, **G** usw. bei *Antirrhinum* kennen gelernt haben, doch sei hier nicht näher darauf eingegangen. Ferner kennen wir Faktoren, die den Wuchs, die Art der Verzweigung usw. beeinflussen und endlich auch einen Faktor, der die Form der Pollenkörner beeinflußt. Dieser Faktor:

L Bedingt eine längliche ellipsoide Form der Pollenkörner, alle **ll**-Pflanzen haben runde Pollenkörner.

Wenn man eine Pflanze hat von der Formel **CCRRBbLl**, sollte man nach allem, was wir bisher gehört haben, erwarten, daß diese

Digitized by Google

in 2 Erbeinheiten **B** und **L** heterozygotische Pflanze viererlei Sexualzellen, **CRBL, CRBl, CRbL, CRbl** in gleicher Anzahl bildet, und daß diese Sexualzellen sich in den 16 nachstehenden Kombinationen treffen:

Kombinationen	Aussehen von F_2	Kombinationen	Aussehen von F_2
CRBL × CRBL	violett langer Pollen	CRbL × CRBL	violett langer Pollen
CRBL × CRBl	„ „ „	CRbL × CRBl	„ „ „
CRBL × CRbL	„ „ „	CRbL × CRbL	rot „ „
CRBL × CRbl	„ „ „	CRbL × CRbl	„ „ „
CRBl × CRBL	„ „ „	CRbl × CRBL	violett „ „
CRBl × CRBl	„ runder „	CRbl × CRBl	„ runder „
CRBl × CRbL	„ langer „	CRbl × CRbL	rot langer „
CRBl × CRbl	„ runder „	CRbl × CRbl	„ runder „

Man müßte also erwarten, daß F_2 einer solchen Kreuzung aus:

$^9/_{16}$ Pflanzen mit violetter Blüte und langen Pollenkörnern
$^3/_{16}$ „ „ „ „ „ runden „
$^3/_{16}$ „ „ roter „ „ langen „
$^1/_{16}$ „ „ „ „ „ runden „

Das ist aber nicht der Fall, sondern man bekommt im Versuche ganz andere Zahlen. So gaben 8 Heterozygoten, für die auf Grund der Formel eine derartige Spaltung zu erwarten gewesen wäre, in den Versuchen von BATESON und PUNNETT folgende Spaltung (s. S. 122).

In der Tabelle sind die auf Grund der Formel zu erwartenden Zahlen, die genau das Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 wiedergegeben, unten in ( ) beigefügt, ein Blick zeigt, daß nicht die geringste Übereinstimmung besteht.

Nun ergibt aber eine weitere Untersuchung der gefundenen Zahlen, daß, wenn man zunächst nur das Verhältnis aller violett : allen rot betrachtet, man findet 495 + 22 = **517** violett und 23 + 137 = **160** rot. Das ist annähernd das Verhältnis 3 : 1 (genau das Verhältnis wäre ***507***,*75* : ***169***,*25*).

Genau ebenso ist das Verhältnis aller Pflanzen mit langen Pollen zu allen mit runden Pollen ziemlich genau 3 : 1, nämlich **518 : 159** (genau wäre ***507***,*75* : ***169***,*25*).

Es fragt sich, wie kann ein solches Verhältnis zustande gekommen sein. Eine befriedigende Erklärung der gefundenen Zahlenverhältnisse gibt eine von BATESON und PUNNETT aufgestellte Theorie, daß hier zwischen den Faktoren **B** und **L** eine Art von Anziehung bestehe, derart, daß ein solcher Bastard von der Formel **BbLl** die ver-

Digitized by Google

Pflanze Nr.	Beobachtete Spaltung			
	violett l. P.	violett r. P.	rot l. P.	rot r. P.
07. 137	54	6	2	23
07. 138	102	7	3	32
07. 139	34	1	3	13
07. 140	65	1	4	22
07. 141	104	1	5	21
07. 143	32	1	2	8
07. 144	59	4	3	7
07. 145	45	1	1	11
gefunden: Sa **495**	**22**	**23**	**137**	
theoretisch: *(**379**,6875)*	*(**126**,5625)*	*(**126**,5625)*	*(**42**,1875)*	

schiedenen möglichen Sexualzellen **BL, Bl, bL, bl** nicht in gleicher Zahl bildet, wie das sonst die Regel ist, sondern daß die Sexualzellen **BL** und **bl** viel häufiger gebildet werden als die Sexualzellen **Bl** und **bL.**

Wenn man die Annahme macht, daß unser Bastard **BbLl** seine Sexualzellen nicht im Verhältnis **1 BL : 1 Bl : 1 bL : 1 bl** bildet, sondern im Verhältnis: **15 BL : 1 Bl : 1 bL : 15 bl**, und wenn man sich berechnet, wie eine F_2 Generation beschaffen sein muß, welche entsteht, wenn ein solcher Bastard mit sich selbst befruchtet wird, dann kommen wir tatsächlich zu Zahlen, die mit den gefundenen sehr weitgehend übereinstimmen.

Führt man die Berechnung aus, so findet man, daß bei einem derartigen gegenseitigen Zahlenverhältnisse der Sexualzellen nicht **9** violett lang : **3** violett rund : **3** rot lang : **1** rot rund erwartet werden muß, sondern **737** violett lang : **31** violett rund : **31** rot lang : **225** rot rund. Mit diesem Verhältnis 737 : 31 : 31 225 steht nun tatsächlich

Digitized by Google

Verhältniszahlen der Gameten				F_2-Individuen mit			
AB	Ab	aB	ab	beiden dominierenden Merkmalen	nur dem einen dominierenden Merkmal	nur dem andern dominierenden Merkmal	keinem dominierenden Merkmal
1	1	1	1	9	3	3	1
2	1	1	2	22	5	5	4
3	1	1	3	41	7	7	9
4	1	1	4	66	9	9	16
5	1	1	5	97	11	11	25
6	1	1	6	134	13	13	36
7	1	1	7	177	15	15	49
8	1	1	8	226	17	17	64
9	1	1	9	281	19	19	81
10	1	1	10	342	21	21	100
11	1	1	11	409	23	23	121
12	1	1	12	482	25	25	144
13	1	1	13	561	27	27	169
14	1	1	14	646	29	29	196
15	1	1	15	737	31	31	225
16	1	1	16	834	33	33	256
17	1	1	17	937	35	35	289
18	1	1	18	1046	37	37	324
19	1	1	19	1161	39	39	361
20	1	1	20	1282	41	41	400
30	1	1	30	2822	61	61	900
40	1	1	40	4962	81	81	1600
60	1	1	60	11042	121	121	3600
n	1	1	n	$3n^2+4n+2$	$2n+1$	$2n+1$	n^2

Digitized by Google

das gefundene Verhältnis **495 : 22 : 23 : 137** ziemlich in Einklang. Auf 2 Dezimalen genau dieses Verhältnis wäre ***485,75 : 20,43 : 20,43 : 148,29***.

Die Berechnung der Zahlenverhältnisse, die theoretisch für F_2 erwartet werden müssen, wenn die Gameten nicht im Verhältnis 1 : 1 : 1 : 1, sondern in einem andern Verhältnis gebildet werden, ist etwas umständlich. Ich gebe deshalb auf Seite 123 eine Liste der Zahlenverhältnisse, die auftreten müssen, wenn die verschiedenen Gameten im Verhältnis 1 : 1 : 1 : 1, 2 : 1 : 1 : 2 usw. bis n : 1 : 1 : n gebildet werden.

Ganz ähnliche Eälle von solcher Koppelung zweier Erbeinheiten hat BATESON auch sonst bei *Lathyrus* gefunden.

Auch bei *Antirrhinum* habe ich Spaltungsverhältnisse beobachtet, die wohl in keiner anderen Weise gedeutet werden können. So besteht sehr häufig — nicht immer — eine Koppelung zwischen den beiden Erbeinheiten **F** und **G**, also zwischen dem grundlegenden Faktor für rote Farbe und dem Faktor, der die picturatum-Zeichnung hervorruft.

Ganz instruktiv ist der folgende Versuch. Es wurden gekreuzt eine Pflanze von der Formel **FFGG**[1]) gelbrot, picturatum (Fig. 11 Taf. I) und eine andere von der Formel **ffgg**, gelb ohne den Picturatumfaktor[2]) (Fig. 2 Taf. I), F_1 war gelbrot picturatum.

In F_2 hätte nun eine Aufspaltung in picturatum, rot und gelb und zwar im Verhältnis **9** picturatum, **3** rot : **4** gelb erfolgen müssen, wenn die Spaltung nach dem gewöhnlichen Schema gegangen wäre. Die im Versuch gefundenen Zahlen zeigen aber ein ganz anderes Verhältnis. Eine solche F_1-Pflanze (A. 202) gab bei Selbstbefruchtung eine Spaltung in **330** gelbrot pikturatum, **30** homogen gelbrot, **144** gelb. Eine Geschwisterpflanze (A. 204) zeigte eine Spaltung in **223** gelbrot picturatum, **18** homogen gelbrot und **116** gelb.

Wenn man auch hier eine ähnliche Faktorenkoppelung annimmt, wie in dem vorhin besprochenen *Lathyrus*-Beispiele, wenn man etwa annimmt, daß die viererlei Gameten dieses Bastardes in folgenden Verhältniszahlen gebildet werden: **6 FG : 1 Fg : 1 fG : 6 fg**, und wenn man ausrechnet, was dann theoretisch für eine Zusammensetzung der F_2-Generationen sich ergeben muß, so erhält man für das erste der

---

[1]) Alle andern Erbeinheiten lasse ich in der Formel der Einfachheit halber weg, sie zeigen nichts Auffälliges.

[2]) Daß diese gelbe Pflanze **gg** war, konnte ihr zwar nicht angesehen werden, es war aber aus andern Kreuzungsversuchen bekannt. Kreuzungen dieser gelben Pflanze mit roten Pflanzen ergaben nie eine picturatum-F_1, was ja hätte eintreffen müssen, wenn diese gelbe Pflanze **G** enthalten hätte.

Digitized by Google

obengenannten Beispiele die Zahlen: *344,568* gelbrot picturatum (gefunden **330**) : *33,428* rot (gefunden **30**) : *125,999* gelb (gefunden **144**).

Diese Übereinstimmung kann natürlich eine zufällige sein, aber zu denken gibt sie doch. Es ist nun möglich, die Hypothese, daß von solchen Bastarden die verschiedenen Kategorien von Sexualzellen in ungleicher Zahl gebildet werden, durch exakte Versuche zu prüfen. Man braucht nämlich nur einen solchen Bastard rückzukreuzen mit einer Sippe, welche die Erbeinheiten beide nicht enthält. In unserem Fall müßte z. B. der Bastard **FfGg** rückgekreuzt werden mit der gelben P_1-Sippe.

Also die Hypothese kann auf ihre Richtigkeit hin geprüft werden. Geschehen ist dies aber bisher noch nicht, oder vielmehr die entsprechenden Versuche sind bisher noch nicht abgeschlossen. Auffällig bei dieser zuletzt genannten vermutlichen Faktorenkoppelung zwischen den Erbeinheiten **F** und **G** ist der Umstand, daß diese sicher **nicht immer** besteht. Es gibt **FfGg**-Pflanzen, bei denen in F_2 eine ganz normale Spaltung auftritt. Die in Taf. V dargestellte Spaltung ist z. B. eine solche, wo von Koppelung nichts zu bemerken ist, obwohl die F_1-Pflanze **FfGg** war.

Meine bisherigen Versuche haben ergeben, daß Koppelung zwischen **G** und **F** immer dann eintritt, wenn die beiden Faktoren schon in der einen von den beiden P_1-Pflanzen beisammen waren. Also wenn die Formel der einen P_1-Pflanze **FFGG** und die andere **ffgg** ist, dann besteht weiterhin eine Koppelung zwischen **F** und **G**. Wenn aber die eine P_1-Pflanze **FFgg**, die andere **ffGG** ist, dann besteht keine Koppelung, sondern **F** und **G** mendeln völlig unabhängig. So war z. B. in der auf Taf. V dargestellten Kreuzung die eine P_1-Pflanze **FFgg**, die andere **ffGG**, und dementsprechend zeigte sich hier in F_2 keine Andeutung von Koppelung. In Form eines Schemas läßt sich diese Gesetzmäßigkeit folgendermaßen darstellen:

Die beiden Erbeinheiten **F** und **G** sind beide in der einen P_1-Pflanze enthalten.	Die beiden Erbeinheiten **F** und **G** sind auf die beiden P-Pflanzen verteilt, die eine enthält G, die andere F.
P_1 **FFGG** × **ffgg**	**FFgg** × **ffGG**
F_1 **FfGg**	**FfGg**
Koppelung zwischen **F** und **G**.	Keine Koppelung zwischen **F** und **G**.

Digitized by Google

Es bleibt dann jetzt noch ein weiteres ebenfalls von der Norm abweichendes Verhältnis zu besprechen, das von seinem Entdecker BATESON (14) quasi in entgegengesetzter Weise gedeutet wird, als die eben geschilderten Fälle von Gametenkoppelung, nämlich nicht durch Koppelung, sondern durch ein beständiges Getrenntbleiben zweier Faktoren.

Der erste Fall, der hierher gehört, ist ebenfalls bei *Lathyrus* gefunden worden.

Um ihn beschreiben zu können, seien hier nochmals einige der Erbeinheiten angeführt:

a b

Fig. 28. *Lathyrus odoratus.*
Gerollte (a) und glatte (b) Fahne der Blüte (nach BATESON).

C Erster Faktor für Farbe, nur wirksam zusammen mit **R**, bedingt dann rote Farbe.

R Zweiter Faktor für rote Farbe, nur wirksam zusammen mit **C**.

B Verändert das durch **C** und **R** hervorgerufene Rot in Violett.

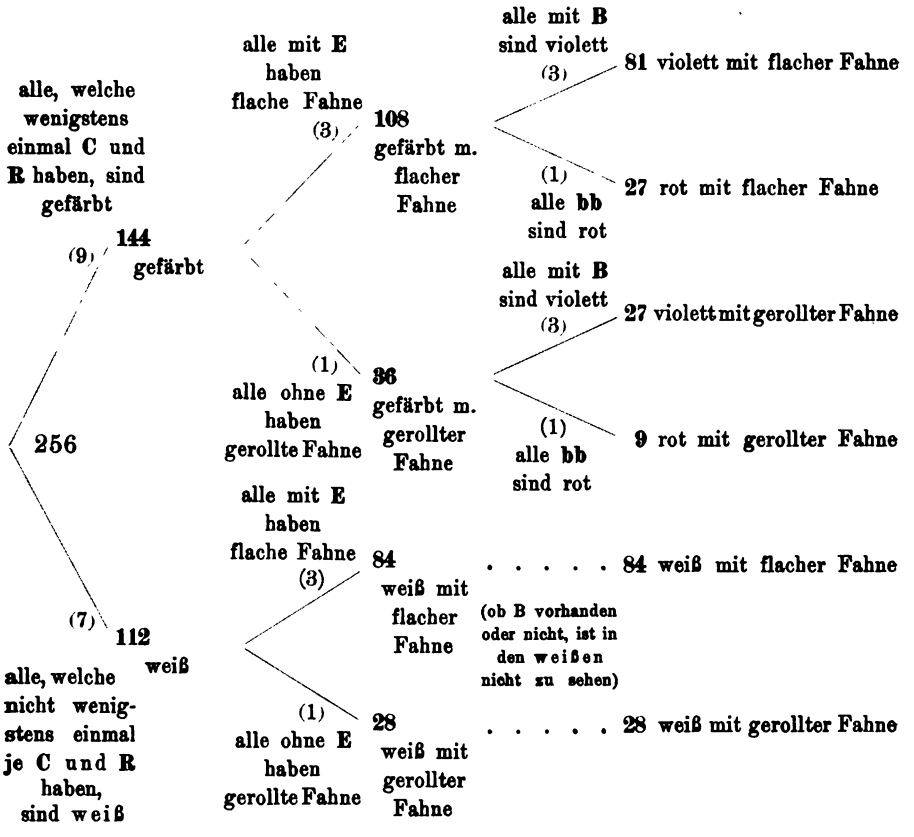
Und dann von neuen Faktoren noch einen, der die Form der Blumenblätter, speziell die Form der Fahne beeinflußt:

E Faktor für flache Fahne (Fig. 28a), alle **ee**-Pflanzen haben eine eingerollte Fahne (Fig. 28b).

Zwischen den beiden Erbeinheiten **E** und **B** scheint nun bei der Gametenbildung eine Art von Abstoßung stattzufinden.

Die Tatsachen sind folgende: Pflanzen von der Formel **CcRrBbEe** sollten, wenn alles der Regel nach ginge, $2^4 = 16$ verschiedene Gameten bilden und ihre F_2-Generation ($16^2 = 256$ verschiedene Kombinationsmöglichkeiten) müßte in folgender Weise zusammengesetzt sein (ich gebe die Ableitung in der schon in Vorl. VI einmal angewendeten Weise:

Digitized by Google



Man sollte auf Grund der Formel der F1-Pflanze folgende Zusammensetzung erwarten:

	Theoretisch erwartet:		Im Versuch gefunden:
Violett flache Fahne	$^{81}/_{256}$	= *244,62*	232
Violett gerollte Fahne	$^{27}/_{256}$	= *81,54*	83
Rot flache Fahne	$^{27}/_{256}$	= *81,54*	112
Rot gerollte Fahne	$^{9}/_{256}$	= *27,18*	0
Weiß flache Fahne	$^{84}/_{256}$	= *253,68*	346 teils gerollt, teils nicht (Zählung wurde unterlassen.)
Weiß gerollte Fahne	$^{28}/_{256}$	= *84,56*	

Also ein völliger Widerspruch zwischen der Theorie und dem Befunde!

Um diese eigentümliche Sachlage zu erklären, hat BATESON eine Hypothese aufgestellt und er hat auch zeigen können, daß die Hypothese richtig ist. Die Hypothese ist die, daß die Bastarde von der Formel **CcRrBbEe** nicht 16 verschiedene Sexualzellen bilden, sondern

Digitized by Google

nur 8, und zwar sollen alle die Gameten, die gleichzeitig **B** und **E** und ebenso alle, die gleichzeitig **b** und **e** enthalten, nicht gebildet werden. Von den 16 nachstehend aufgeführten theoretisch möglichen Gameten müßten also die 8 in ( ) gesetzten wegfallen.

[1]) (CRBE)	[5]) (CrBE)	[9]) (cRBE)	[13]) (crBE)
[2]) CRBe	[6]) CrBe	[10]) cRBe	[14]) crBe
[3]) CRbE	[7]) CrbE	[11]) cRbE	[15]) crbE
[4]) (CRbe)	[8]) (Crbe)	[12]) (cRbe)	[16]) (crbe)

Zwischen den übrig bleibenden achterlei Kategorien von Sexualzellen sind folgende 64 verschiedene Kombinationen möglich.

CRBe × CRBe =	violett	gerollte	Fahne
——— × CRbE =	„	glatte	„
——— × CrBe =	„	gerollte	„
——— × CrbE =	„	glatte	„
——— × cRBe =	„	gerollte	„
——— × cRbE =	„	glatte	„
——— × crBe =	„	gerollte	„
——— × crbE =	„	glatte	„
CRbE × CRBe =	violett	glatte	Fahne
——— × CRbE =	rot	„	„
——— × CrBe =	violett	„	„
——— × CrbE =	rot	„	„
——— × cRBe =	violett	„	„
——— × cRbE =	rot	„	„
——— × crBe =	violett	„	„
——— × crbE =	rot	„	„
CrBe × CRBe =	violett	gerollte	Fahne
——— × CRbE =	violett	glatte	„
——— × CrBe =	weiß	gerollte	„
——— × CrbE =	weiß	glatte	„
——— × cRBe =	violett	gerollte	„
——— × cRbE =	violett	glatte	„
——— × crBe =	weiß	gerollte	„
——— × crbE =	weiß	glatte	„
CrbE × CRBe =	violett	glatte	Fahne
——— × CRbE =	rot	„	„
——— × CrBe =	weiß	„	„
——— × CrbE =	weiß	„	„
——— × cRBe =	violett	„	„
——— × cRbE =	rot	„	„
——— × crBe =	weiß	„	„
——— × crbE =	weiß	„	„

cRBe × CRBe =	violett	gerollte	Fahne
——— × CRbE =	„	glatte	„
——— × CrBe =	„	gerollte	„
——— × CrbE =	„	glatte	„
——— × cRBe =	weiß	gerollte	„
——— × cRbE =	„	glatte	„
——— × crBe =	„	gerollte	„
——— × crbE =	„	glatte	„
cRbE × CRBe =	violett	glatte	Fahne
——— × CRbE =	rot	„	„
——— × CrBe =	violett	„	„
——— × CrbE =	rot	„	„
——— × cRBe =	weiß	„	„
——— × cRbE =	„	„	„
——— × crBe =	„	„	„
——— × crbE =	„	„	„
crBe × CRBe =	violett	gerollte	Fahne
——— × CRbE =	„	glatte	„
——— × CrBe =	weiß	gerollte	„
——— × CrbE =	„	glatte	„
——— × cRBe =	„	gerollte	„
——— × cRbE =	„	glatte	„
——— × crBe =	„	gerollte	„
——— × crbE =	„	glatte	„
crbE × CRBe =	violett	glatte	Fahne
——— × CRbE =	rot	„	„
——— × CrBe =	weiß	„	„
——— × CrbE =	„	„	„
——— × cRBe =	„	„	„
——— × cRbE =	„	„	„
——— × crBe =	„	„	„
——— × crbE =	„	„	„

Digitized by Google

Diese Kombinationen ergeben:

Violett glatte Fahne **18**,	violett gerollte Fahne **9**,
rot glatte Fahne . . **9**,	rot gerollte Fahne . . **0**,
weiß glatte Fahne . **21**,	weiß gerollte Fahne . **7**.

Mit dieser Folgerung aus der von BATESON aufgestellten Theorie stimmen die im Versuch gefundenen Zahlen einigermaßen, bis auf ein sehr auffälliges „Zuviel" an violett glatt und einem „Zuwenig" an violett gerollt, wie das die nachstehende Übersicht zeigt:

	Gefunden:	Theoretisch berechnet:
Violett glatt	**232**	***217,44***
violett gerollt	**83**	***108,72***
rot glatt	**112**	***108,72***
rot gerollt	**0**	***0***
weiß, teils glatt, teils gerollt	**346**	***338,24***
	Sa **773**	Sa ***773,12***

Aus der Hypothese folgte nun aber noch einiges Weitere, was durch Versuche direkt zu prüfen war. Wie eine Durchmusterung der nach der Theorie möglichen Kombinationen ergibt, sind theoretisch:

1. alle violetten gerollten Pflanzen homozygotisch im Faktor **B**, also **BB**
2. alle roten Pflanzen homozygotisch im Faktor **E**, also **EE**
3. alle violetten glatten Pflanzen heterozygotisch sowohl in **B** wie in **E**, also alle **BbEe**
4. alle weißen gerollten **BB**.

BATESON untersuchte deswegen eine große Zahl von F_2-Pflanzen auf ihr Verhalten in F_3 und fand tatsächlich Folgendes:

1. alle untersuchten violetten gerollten Pflanzen (6 im ganzen) gaben keine roten sondern nur violette Pflanzen, waren demnach alle **BB**. Der Befund stimmt mit Postulat 1.
2. alle untersuchten roten Pflanzen (ebenfalls 6) erwiesen sich als **EE** — stimmt mit Postulat 2.
3. alle untersuchten violetten Pflanzen mit glatter Fahne (im ganzen 47 Pflanzen) erwiesen sich als **EeBb**, spalteten in „gerollt und „glatt" und „rot" und „violett" im Verhältnis,
   violett glatt 2
   violett gerollt 1
   rot glatt 1
   Das stimmt absolut mit Postulat 3, das Zahlenverhältnis 2 violett glatt : 1 violett gerollt : 1 rot glatt ist ebenfalls auf Grund der Hypothese ja zu erwarten gewesen.

Digitized by Google

4. die untersuchten weißen gerollten Pflanzen (freilich nur 2) erwiesen sich als **BB**; das war dadurch feststellbar, daß diese weißen Pflanzen gekreuzt mit roten **bb**-Pflanzen eine nur aus violetten Pflanzen bestehende Nachkommenschaft ergaben. Mit dem Postulat 4 steht dieser Befund ganz im Einklang.

Auf Grund dieser Versuche scheint tatsächlich die Hypothese fest begründet, daß in diesem Falle Sexualzellen, welche **E** und **B**, und ebenso solche, welche **e** und **b** enthalten, nicht gebildet werden. Diese Erscheinung, daß sich 2 Faktoren quasi gegenseitig abstoßen, bezeichnet BATESON als „spurious allelomorphism". Als deutsche Bezeichnung empfiehlt sich wohl am meisten der Terminus Faktorenabstoßung.

Als ein letzter von solchen schwer übersehbaren Fällen von Bastardspaltung bleibt jetzt noch die Vererbung der Blütenfüllung bei den Levkojen zu besprechen. Gefüllte Blüten kommen bei sehr zahlreichen Pflanzen vor, denken Sie an Rosen, Nelken, Azaleen, Petunien usw. Morphologisch kann die Füllung sehr verschiedener Art sein, kann auf der Vermehrung der Zahl der Blumenblätter, auf Umwandlung der Staubblätter in Blumenblätter oder auf anderen Ursachen beruhen. Bei Kreuzung von gefüllten mit einfach blühenden Rassen erfolgt im allgemeinen eine regelrechte Mendelspaltung. Es gibt aber auch bei manchen Pflanzen gefüllte Sippen, die eine sehr sonderbare, zunächst unverständliche Vererbung zeigen. Am besten untersucht ist eine solche Sippe bei den Levkojen, *Matthiola annua*.

Die Füllung beruht hier darauf, daß an Stelle der Staubgefäße und des Fruchtknotens ein Büschel von blumenblattartigen Gebilden sitzt. Diese gefüllten Blüten sind völlig unfruchtbar.

Eine Pflanze hat immer entweder nur ungefüllte oder nur gefüllte Blüten, und man kann nicht etwa durch schlechte Ernährung eine gefüllte Pflanze dazu bringen, daß sie auch einige einfache ungefüllte Blüten bildet, was bei manchen andern gefüllten Sippen leicht möglich ist.

Man kann von einer gefüllten Pflanze nie Samen bekommen, weil sie eben nur Blüten ohne Sexualorgane trägt. Trotzdem bekommt man im Handel Samen von „gefüllten Levkojen", aber es hat damit eine sehr eigentümliche Bewandtnis. Außer den gefüllten Levkojen gibt es nämlich auch nicht gefüllte und zwar von zweierlei Art:

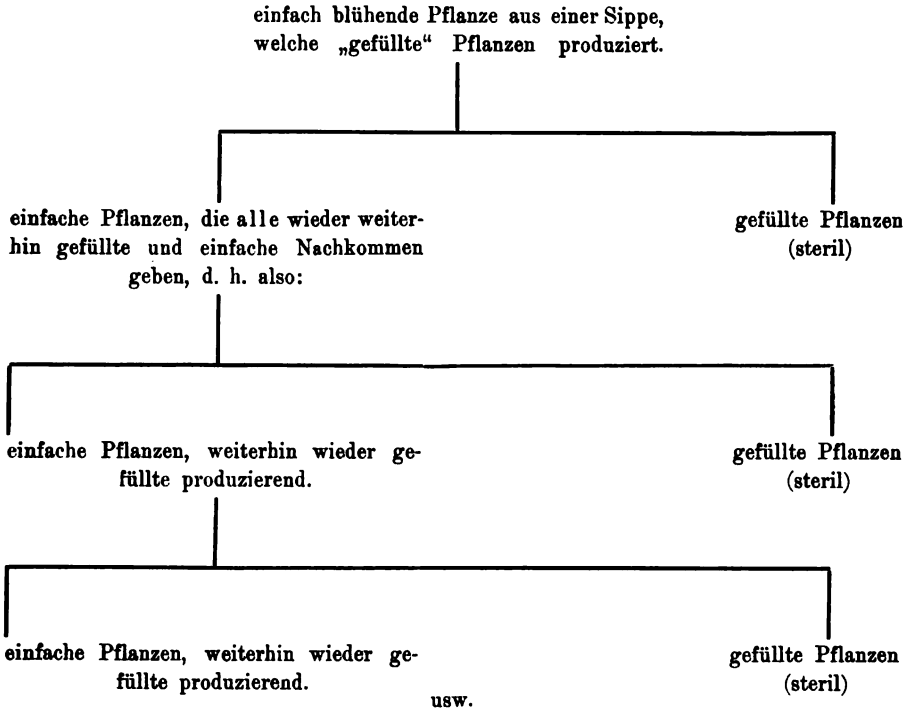
1. solche, die bei Selbstbefruchtung ganz konstant sind, immer nur wieder ungefüllte Pflanzen geben und

Digitized by Google

2. solche, die bei Selbstbefruchtung stets einen gewissen Prozentsatz gefüllter Pflanzen ergeben.

Man kann also von den gefüllten Pflanzen selbst keine Samen bekommen, wohl aber von einer Sippe, die immer neben einfachen auch gefüllte Individuen produziert.

In Form eines Stammbaumes ist die Fortpflanzung der gefüllten Levkojen folgende:



Diese eigentümliche Vererbung der gefüllten Levkojen ist lange bekannt. Miss SAUNDERS (14, 305) hat nun systematische Kreuzungsversuche gemacht zwischen einer konstanten einfachen und einer von diesen sonderbaren ständig in „gefüllt" und „einfach" spaltenden Rasse.

Man kann wie jede Kreuzung auch diese in doppelter Weise ausführen 1. konstante einfache Rasse als weiblich × spaltende Rasse als männlich und 2. umgekehrt: spaltende Rasse als weiblich × konstante Rasse als männlich. In beiden reziproken Kreuzungen bestand F_1 ganz einheitlich nur aus ungefüllten Pflanzen, aber F_2 zeigte in den beiden Fällen ein verschiedenes Verhalten, das wohl am besten in Form eines Schemas darstellbar ist:

Digitized by Google

P_1 konstant einfach ♀ ×	einfach aus spaltender Sippe ♂
F_1 alle einfach	alle einfach
F_2 alle F_1 Pflanzen haben in ihrer Nachkommenschaft einfache **und** gefüllte Individuen	ein Teil der F_1 Pflanzen gibt in F_2 **nur** einfache Individuen, ein anderer Teil gibt einfache **und** gefüllte Individuen.

Miss SAUNDERS hat auch eine Hypothese ausgearbeitet, welche diese sonderbaren Erscheinungen verständlich macht, und welche durch weitere Versuche geprüft werden kann. Diese Hypothese ist (in Form der Presence-Absence-Theorie dargestellt) folgende:

1. Gefüllte, bezw. einfache Blüte wird u. a. bedingt von einem Faktor, der **E** heißen mag; alle **EE**- und **Ee**-Pflanzen haben einfache Blüten, alle **ee**-Pflanzen haben gefüllte Blüten.
2. Die „ständig gefüllte abspaltenden" einfachen Sippen sind **Ee**-Pflanzen, also alle heterozygotisch, aber sie bilden nicht, wie es sonst die Regel ist, zu je 50% **E**- und **e**-Eizellen und ebenso je 50% **E**- und **e**-Pollenkörner, sondern sie bilden zwar ganz der Regel nach die zweierlei Eizellen aber nur einerlei Pollenkörner, nämlich nur **e**-Pollenkörner.

Diese Theorie steht tatsächlich völlig in Übereinstimmung mit dem, was man schon lange über die Vererbung der Füllung weiß, und ebenso auch mit den Ergebnissen der neuen Kreuzungsversuche.

Wenn die „ständig spaltenden" einfachen Pflanzen **Ee**-Pflanzen sind und zwar **E**- und **e**-Eizellen aber nur **e**-Pollenkörner produzieren, dann muß die aus Selbstbefruchtung gewonnene Nachkommenschaft einer solchen Pflanze immer aus zwei Kategorien von Individuen bestehen, **1.** aus **Ee**-Pflanzen, welche alle wieder genau so weiter spalten wie die Elternpflanze und **2.** aus **ee**-Pflanzen, die gefüllt sind. Das stimmt mit der Beobachtung.

Ferner die Kreuzung einer konstant einfachen **EE**-Pflanze mit einer spaltenden einfachen Pflanze **Ee** muß in den beiden reziproken Kreuzungen folgendes zeigen:

[1]) **EE** ♀ × **Ee** ♂ P_1

konstante einfache Pflanze — spaltende einfache Pflanze

(alle Pollenkörner der Ee-Pflanzen sind nach der Theorie **e**!)

Ee F_1

(nur diese eine Kategorie von F_1-Pflanzen!)

alle F_1-Pflanzen spalten auf in gefüllte und einfache. F_2

Das war in den Versuchen auch gefunden worden.

Digitized by Google

[2]) **Ee** ♀ × **EE** ♂ P_1

spaltende einfache Pflanze konstante einfache Pflanze

(teils E-, teils e-Eizellen nach der Theorie.)

teils **EE**, teils **Ee** F_1

(äußerlich beide Kategorien einfach.)

Ein Teil der F_2-Pflanzen (**EE**) muß sich als konstant erweisen, ein anderer Teil (**Ee**) muß spalten in einfache und gefüllte Pflanzen. F_2

Auch dies war in dem entsprechenden Kreuzungsversuch tatsächlich gefunden worden.

Die Theorie von Miss SAUNDERS erklärt alles bisher Bekannte sehr gut. Nicht ganz klar sind aber noch die gefundenen Zahlenverhältnisse. Es ist nämlich die Zahl der gefüllten Individuen, welche eine „spaltende" Pflanze produziert, sehr ungleich. Wahrscheinlich beruht das nach den neuesten Veröffentlichungen von Miss SAUNDERS darauf, daß „einfache Blüte" nicht bloß von dem einen Faktor, den wir hier **E** genannt haben, abhängt, sondern von mehreren Faktoren. Es gibt wahrscheinlich solche „spaltende" einfache Levkoiensippen, welche in einem, und andere, welche in mehreren Faktoren heterozygotisch sind. Diese Fragen müssen erst durch neue Versuche geklärt werden.

Die Angabe der Samenzüchter, daß der Prozentsatz von gefüllten und ungefüllten Individuen in der Nachkommenschaft einer Pflanze sehr wesentlich beeinflußt werden kann durch die Behandlung der Mutterpflanze, ist nach den Untersuchungen von Miss SAUNDERS nicht zutreffend. Die Samenzüchter sind dagegen der bestimmten Meinung, daß eine solche spaltende, „gefüllte produzierende" Levkoienpflanze mehr gefüllte Individuen produziert, wenn man sie zur Zeit der Blüte sehr trocken hält, als wenn man sie reichlich gießt.

Wenn die Deutung richtig ist, welche Miss SAUNDERS ihren Versuchen gibt, so hätten wir in diesen spaltenden Levkoien Pflanzen vor uns, bei denen die männlichen Sexualzellen und die weiblichen Sexualzellen eines und desselben Individuums verschieden sind in Hinsicht auf die Vererbung eines Merkmales.

Hier sei dann auch noch kurz die vielfach, z. B. von MORGAN (246), geäußerte Ansicht besprochen, daß auch „unreine" Spaltungen vorkämen, also Spaltungen etwa derart, daß bei der Kreuzung zwischen einer weißen und einer roten Löwenmaulrasse nicht bloß eine reinliche Spal-

Digitized by Google

tung in weiße und rote Pflanzen in F_2 erfolge, sondern daß auch vielleicht weiße Pflanzen mit einer leichten rötlichen Färbung, oder rote mit weißen Flecken usw. auftreten. Derartige Erscheinungen kommen ja tatsächlich sehr oft vor, aber von einer unreinen Spaltung, einer „gegenseitigen Infektion" der Erbeinheiten ist keine Rede, sondern es liegen in diesen Fällen immer Kreuzungen vor, bei denen die gekreuzten Rassen sich in mehreren Faktoren unterscheiden. Wenn wir kreuzen eine Löwenmaulrasse von der Formel **bbCCFFAArrMMllDDgg**, also weiß, mit einer Rasse von der Formel **BBCCFFAARRMMllDDgg**, also rot, dann bekommen wir einen Bastard von der Formel **BbCCFFAARrMMllDDgg**, der rot blüht und in F_2 eine Aufspaltung in rot (Fig. 7 Taf. I), weiß (Fig. 1 Taf. I) und **rosarücken** (Fig. 27, 28 Taf. I) gefärbte Pflanzen im Verhältnis 9 rot : 3 rosarücken : 4 weiß ergibt. Daß hier weiße Pflanzen auftreten, die aussehen, als ob sie etwas von dem Rot der roten Pflanzen abbekommen hätten, rührt nur daher, daß die beiden gekreuzten Pflanzen sich außer in **B** auch in **R** unterschieden hatten. In dieser Weise sind bisher alle genauer untersuchten sogenannten unreinen Spaltungen aufgeklärt worden. Fälle von unreiner Spaltung, die sicher das sind, was der Name sagt, kennen wir nicht.

Vorlesung IX

Vererbung des Geschlechts. — Heterostylie. — Faktorenabstoßung in der Geschlechtsvererbung. — Ungleiche Dominanzverhältnisse in den beiden Geschlechtern.

Eine letzte jetzt noch zu besprechende Gruppe von Komplikationen der Spaltung in F_2 hängt mit der Vererbung des Geschlechtes zusammen. Um die auf diesem Gebiete heute schon bekannten Tatsachen übersehen zu können, müssen wir uns zunächst darüber unterrichten, was über die Vererbung des Geschlechtes selbst bekannt ist.

Eine einigermaßen erschöpfende Diskussion der ganzen Frage der Geschlechtsvererbung und Geschlechtsbestimmung hier zu geben ist freilich nicht möglich. Das würde schon den Rahmen dieser Vorlesungen überschreiten, und vor allem ist auf diesem Gebiet alles z. Zt. derartig im Fluß, auch die wichtigsten Dinge sind so viel umstritten, daß eine ausführliche Darstellung nicht recht zeitgemäß erscheint.

Bei allen Pflanzen, die eine geschlechtliche Fortpflanzung haben, können wir zwei völlig verschiedene Generationen unterscheiden. Häufig

Digitized by Google

sind diese Generationen sehr deutlich erkennbar, z. B. bei den Farnen, wo wir eine Geschlechtsgeneration „Gametophyt", hier Prothallium genannt, und eine „ungeschlechtliche" Generation „Sporophyt" kennen. Der Gametophyt hat die halbe Chromosomenzahl wie der Sporophyt und die Generationsfolge ist die, daß aus der befruchteten Eizelle der diplode Sporophyt (d. i. die Farnpflanze) hervorgeht. Dieser bildet die „Sporen" und bei der Bildung der Sporen findet die Reduktionsteilung statt. Die Spore ist also die erste Zelle des Gametophyten. Aus der Spore entwickelt sich der „Prothallium" genannte haplode Gametophyt, der die Sexualzellen produziert.

Genau den gleichen Generationswechsel zwischen einer normalerweise haploden (1 x Chromosomen) und einer normalerweise diploden (2 x Chromosomen) Generation haben wir bei allen Pflanzen mit geschlechtlicher Fortpflanzung und im Grunde genommen auch bei allen sich sexuell fortpflanzenden Tiere. Nur ist bald die haplode Generation sehr stark reduziert (bei den höheren Pflanzen (Phanerogamen) und fast allen Tieren) bald die diplode (bei vielen Algen, z. B. *Coleochaete*) bald sind die beiden Generationen ungefähr gleich stark entwickelt (bei manchen Algen, wie *Dictyota*, *Polysiphonia* u. a.).

Morphologisch sind der Regel nach die beiden Generationen, der Haplont und der Diplont, wie man wohl am besten sagt, sehr stark verschieden, denken Sie an die Unterschiede zwischen einem Farnprothallium und einem Farnkraut, oder an die Sachlage bei den meisten Tieren. Es sind aber auch Fälle bekannt, wo die beiden Generationen morphologisch nicht oder fast nicht verschieden sind, wie bei den eben schon genannten Algen *Dictyota* und *Polysiphonia*.

Geschlechtstrennung kann nun in der einen ebensowohl wie in der anderen Generation vorkommen, aber selbstverständlich sind eine Geschlechtstrennung in der haploden Generation, z. B. in einem getrenntgeschlechtlichen Moose, und Geschlechtstrennung in der diploden Generation ganz verschiedene Dinge. Eine „eingeschlechtliche" phanerogame Pflanze etwa eine Löwenmaulpflanze ist immer getrenntgeschlechtlich im Gametophyten, also getrenntgeschlechtlich in dem Sinne wie ein getrenntgeschlechtliches Moos! — Das wird merkwürdig oft durcheinander geworfen. Es wäre deshalb besser, für Geschlechtstrennung in der haploden (Gametophyten-) Generation und für Geschlechtstrennung in der diploden (Sporophyten-) Generation ganz verschiedene Termini zu gebrauchen, wie BLAKESLEE (33) vorgeschlagen hat.

Alles, was wir über Geschlechtsvererbung wissen, bezieht sich nur auf die Geschlechtstrennung in der diploden Generation und wenn im folgenden von Geschlechtstrennung die Rede ist, so bezieht sich das

Digitized by Google

auch immer nur auf Geschlechtstrennung in der diploden Generation.

Es schien mir notwendig, um Konfusionen vorzubeugen, hierauf wenigstens mit ein paar Worten einzugehen.

Bei vielen Tieren und vor allem bei sehr vielen Pflanzen werden die beiderlei Geschlechtsorgane auf ein und demselben Individuum entwickelt. Andere Tiere und Pflanzen haben Individuen, welche nur männlich, und andere, welche nur weiblich sind. Diese beiden Kategorien — beiderlei Sexualorgane auf einem Individuum (Hermaphroditen, Zwitter) und Trennung der Geschlechter in Männchen und Weibchen — sind nun aber keineswegs die einzigen, die sich unterscheiden lassen. Bei den Tieren kommt man zwar im ganzen und großen mit diesen beiden Kategorien aus[1]), bei den Pflanzen aber durchaus nicht.

Wir kennen unter den Pflanzen Spezies, bei denen es reine Männchen und reine Weibchen und außerdem aber noch ebenso zahlreich oder noch zahlreicher Zwitter gibt, ferner Pflanzen mit Zwitterindividuen und reinen Männchen oder mit Zwitterindividuen und reinen Weibchen. Die Zwitterindividuen selbst können bei den Pflanzen sehr verschiedener Art sein, es kann ein Zwitter immer beiderlei Sexualorgane in einer Blüte haben („zwitterblütig" im engeren Sinne sein), oder er kann männliche und weibliche Sexualorgane zwar auf einem Individuum, aber in verschiedenen Blüten tragen (einhäusige, monözische Pflanzen). Ferner kommt nicht selten der Fall vor, daß die Zwitterindividuen Zwitterblüten und daneben rein männliche und rein weibliche Blüten haben. Alle diese Pflanzen, welche mehr als zweierlei Geschlechtsindividuen haben, heißt man polyözische Pflanzen. In Hinsicht auf die Geschlechtstrennung besteht bei den Pflanzen eine sehr große Mannigfaltigkeit.

Darüber, wie bei diesen polyözischen Pflanzen die Geschlechtsform vererbt wird, ist in den letzten Jahren ein reiches Tatsachenmaterial zusammengebracht worden. Es liegen hier sehr eigenartige Verhältnisse vor, die aber noch nicht recht verständlich und übersehbar sind. Ich will deswegen über diese Fragen mich sehr kurz fassen, mich darauf beschränken, Ihnen einige der wichtigsten Tatsachen mitzuteilen.

Bei weitem die umfassendsten Versuche über die Vererbung der Geschlechtsformen hat CORRENS (84, 86, 87) ausgeführt und zu ähnlichen Resultaten wie er ist auch der dänische Botaniker RAUNKJAER (294a) gekommen.

[1]) Es gibt aber auch Tiere mit komplizierterer Geschlechtsverteilung.

Digitized by Google

Die Versuche von CORRENS ergaben und diejenigen RAUNKJAERS stimmen damit überein, daß jede Geschlechtsform vorwiegend, teilweise sogar fast ausschließlich, wieder sich selbst hervorbringt. Ein Beispiel macht das wohl am besten klar: Von *Satureia hortensis* hatte CORRENS zweierlei Geschlechtsformen zur Verfügung, eine mit nur weiblichen und eine mit weiblichen und zwitterigen Blüten auf einem Stocke. Aus Samen von rein weiblichen Stöcken erhielt er fast ausschließlich Pflanzen, die ebenfalls rein weiblich waren, aus Samen von den Stöcken mit weiblichen und zwitterigen Blüten — und zwar einerlei, ob von deren weiblichen oder deren zwitterigen Blüten stammend — neben einigen rein weiblichen vorwiegend wieder Pflanzen mit diesen beiderlei Blüten. Analoge Verhältnisse fand CORRENS bei *Silene inflata*, *Silene dichotoma* u. a.

Dabei ist beachtenswert, daß nur die Stöcke mit beiderlei Blüten durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt werden können. Die rein weiblichen Stöcke dagegen müssen immer durch Pollen von den Stöcken mit beiderlei Blüten bestäubt werden. Trotzdem sind, wie gesagt, die Nachkommen dieser weiblichen Stöcke fast ausschließlich rein weiblich.

Die Pflanzen von *Satureia hortensis*, die weibliche und zwitterige Blüten tragen, sind durch Außeneinflüsse in ihrem Geschlecht sehr weitgehend modifizierbar, sie können durch schlechte Ernährung im weitesten Sinne des Wortes veranlaßt werden, nur weibliche Blüten zu produzieren, während umgekehrt allerdings durch besonders günstige Ernährungsverhältnisse die Bildung von weiblichen Blüten nicht ganz unterdrückt werden konnte, aber das nur, weil es in praxi nicht möglich war, alle Blütenknospen in „besonders günstige" Ernährungsverhältnisse zu bringen.

Analoge Resultate haben in Versuchen mit *Mercurialis annua (Euphorbiaceae)* BITTER (32) und STRASBURGER (356) gefunden. Man glaubte früher, daß es von dieser Pflanze nur Weibchen und Männchen gebe, später fand man dann aber, daß isolierte Weibchen ziemlich reichlich Samen ergeben, und man dachte da zuerst, daß ein Fall von Parthenogenesis vorliege. BITTER hat aber zeigen können, daß die scheinbar rein weiblichen Pflanzen wohl alle einzelne ganz versteckt liegende männliche Blüten tragen und daß der Pollen dieser eigenen männlichen Blüten genügt, um eine ganze Anzahl der weiblichen Blüten zu befruchten. Wir haben also bei *Mercurialis annua* keine gewöhnliche zweigeschlechtliche Spezies, sondern die Art besteht aus Männchen und aus nahezu rein weiblichen Hermaphroditen, um einmal diesen Ausdruck zu gebrauchen.

Digitized by Google

Von Interesse ist es, daß diese Hermaphroditen bei Selbstbefruchtung fast ausschließlich wieder ihresgleichen produzieren. BITTER bekam in seinen Versuchen aus solchen Samen 723 Hermaphroditen und 21 typische reine Männchen. Die gleichen Pflanzen, die bei Selbstbefruchtung fast ausschließlich wieder Hermaphroditen geben, geben bei Befruchtung durch Pollen von rein männlichen Pflanzen 50% Männchen und 50% Hermaphroditen. (STRASBURGER.)

Diese Beobachtung, daß bei *Mercurialis* von den „Weibchen" mindestens ein großer Teil gar nicht rein weiblich ist, sondern einzelne männliche Blüten ausbildet, war für STRASBURGER die Veranlassung, zu untersuchen, ob nicht auch die „Männchen" in entsprechender Weise einzelne weibliche Blüten aufweisen. Es gelang ihm tatsächlich auch, 15 derartige Männchen zu finden. Von diesen „unreinen" Männchen konnte Nachkommenschaft auch aus Selbstbefruchtung gewonnen werden und die so erhaltenen 36 Pflanzen (aus im ganzen 74 ausgesäten Samen) waren alle Männchen, d. h. wahrscheinlich „unreine" Männchen. Auch bei *Mercurialis* vererben danach die beiden durch Selbstbefruchtung fortpflanzbaren Geschlechtsformen sich ganz (die unreinen Männchen nach STRASBURGER) oder doch fast ganz (die unreinen Weibchen nach BITTER) rein weiter.

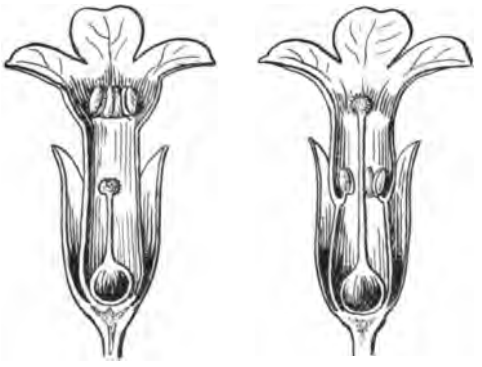


Fig. 29. *Primula officinalis.*
Blüten einer kurzgriffeligen (a) und einer langgriffeligen (b) Pflanze.

Allzuweit will ich aber nicht auf diese noch sehr wenig geklärten Fragen der Geschlechtsvererbung bei den polyözischen Pflanzen eingehen, ich muß da auf die Spezialliteratur besonders auf CORRENS und STRASBURGER verweisen. Etwas eingehender müssen wir uns aber mit der Erblichkeit des Geschlechtes bei den Tieren und Pflanzen befassen, welche rein zweigeschlechtlich sind, nur Männchen und Weibchen haben. Die bisher gemachten Beobachtungen führen zu einer zunächst etwas eigentümlich anmutenden Folgerung. Es ist deswegen vielleicht zweckmäßig, über einige zwar nur im losen Zusammenhang mit der Geschlechtsvererbung stehende Beobachtungen an Pflanzen zu berichten, die aber zu einer ähnlichen Folgerung führen und so das Verständnis der Verhältnisse bei der Geschlechtsvererbung erleichtern. Es sind dies Beobachtungen über die Vererbung der Heterostylie.

Digitized by Google

Von vielen Pflanzen ohne Geschlechtstrennung, z. B. von den Primeln, die beiderlei Sexualorgane in einer Blüte haben, zwitterig sind, gibt es trotzdem zweierlei Arten von Individuen. Die eine Kategorie von Pflanzen hat Blüten wie die in Fig. 29a, die zweite Kategorie Blüten wie die in Fig. 29b dargestellte. Bei der einen Kategorie dieser Pflanzen sind die Griffel kurz und die Antheren sitzen hoch oben in der Blumenröhre, bei den anderen sind die Griffel lang und die Antheren sitzen unten in der Röhre. Diese Erscheinung bezeichnet man als Heterostylie. Die Primeln werden von Insekten, Hummeln z. B., befruchtet. Ein Hummel, der in einer Blüte vom Typus der Fig. 29a Honig saugt, pudert sich seinen Rüssel ganz oben am Kopf mit Pollen ein. Wenn jetzt ein solcher Hummel zu einer Pflanze vom Typus der Fig. 29b fliegt und hier Honig holt, dann kommt die mit Pollen bepuderte Stelle seines Rüssels mit der Narbe des hier langen Griffels in Berührung und bestäubt sie.

Dagegen würde keine Bestäubung erfolgen, wenn der Hummel wieder eine kurzgriffelige Blüte besucht hätte. Umgekehrt wird ein Hummel, der sich in einer langgriffeligen Blüte den Rüssel nahe an der Spitze eingepudert hat, nur eine kurzgriffelige Blüte leicht und sicher bestäuben. Es ist also durch die Anordnung der beiderlei Geschlechtsorgane in den Blüten dafür gesorgt, daß in der Regel eine Befruchtung nur zwischen einer lang- und einer kurzgriffeligen Pflanze erfolgt, aber nicht zwischen zwei Pflanzen vom gleichen Blütentypus. Diese Bestäubung zwischen den ungleichen Pflanzen ist auch noch durch einige andere Einrichtungen gefördert, so passen die Pollenkörner der langgriffeligen Blüten durch ihre Größe nur in die Narbenpapillen der kurzgriffeligen Blüten und umgekehrt. Man kann aber durch künstliche ausgiebige Bestäubung mit dem eigenen Pollen auch bei diesen Primeln Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung bekommen, allerdings bei verschiedenen Primelarten ungleich leicht.

Ziemlich leicht erfolgt die Selbstbestäubung bei *Primula sinensis* und durch derartige Versuche ist von BATESON und GREGORY (12) folgendes festgestellt worden:

1. Alle langgriffeligen Pflanzen geben geselbstet nur langgriffelige,
2. Kurzgriffelige Pflanzen geben geselbstet teils nur kurzgriffelige, teils kurzgriffelige und langgriffelige im Verhältnis 3 : 1.
3. Die Kreuzung, d. h. die in der Natur allein vorkommende sogenannte „legitime Befruchtung" zwischen einer lang- und einer kurzgriffeligen Pflanze, gibt entweder nur kurzgriffelige oder aber kurz- und langgriffelige Pflanzen im Verhältnis 1 : 1.

Digitized by Google

Offenbar wird also der Blütentypus nach den Spaltungsgesetzen vererbt. Alle Pflanzen, die die Erbeinheit für Kurzgriffligkeit, heißen wir sie etwa **K**, nicht haben, sind langgriffelig, alle, die sie wenigstens einmal enthalten, sind kurzgriffelig.

Die Spezies *Primula sinensis* besteht demnach aus zwei bei Kreuzung miteinander mendelnden Rassen, einer kurzgriffeligen und einer langgriffeligen. Beide Rassen sind in sich konstant. In der Natur besteht aber zwischen diesen beiden Rassen das eigentümliche Verhältnis, daß die eine ohne die andere nicht existieren kann, beide sind auf beständige Kreuzung miteinander angewiesen.

Sie werden nachher hören, daß sehr vieles dafür spricht, daß auch die beiden Geschlechter einer getrennt geschlechtlichen Pflanze in ähnlicher Weise miteinander mendeln, daß man im Grunde genommen auch eine männliche und weibliche Sippe unterscheiden könnte, die freilich hier überhaupt nur durch Kreuzung fortgepflanzt werden können.

Daran, daß die beiden Geschlechter der diözischen Pflanzen vielleicht nach den Spaltungsgesetzen vererbt werden, hat schon MENDEL selbst gedacht. Auch weiterhin ist dieses Thema oft von ähnlichen Gesichtspunkten aus behandelt worden, meist freilich mehr theoretisch. Es ist das Verdienst von CORRENS (85), durch eine Anzahl von Kreuzungsversuchen zwischen monözischen und diözischen Pflanzenarten sicheres Tatsachenmaterial experimentell festgestellt zu haben, das es ihm ermöglicht hat, eine scharf umrissene Theorie der Geschlechtsvererbung aufzustellen. Wir werden sehen, daß diese Theorie auch durch zahlreiche weitere, von anderen Forschern gefundene Tatsachen gestützt wird.

CORRENS arbeitete im wesentlichen mit zwei *Bryonia*-Arten (Zaunrübe, nahe verwandt mit Kürbis und Gurke). Eine Art, *Bryonia alba*, ist monözisch, hat weibliche und männliche Blüten auf der gleichen Pflanze, die andere Art, *Bryonia dioica*, ist dagegen diözisch, hat männliche und weibliche Pflanzen. Diese beiden Arten lassen sich reziprok kreuzen, geben leicht Bastarde. Man findet nun folgendes:

Bryonia dioica-Weibchen befruchtet durch die zwittrige *B. alba* geben ausschließlich **weibliche** Bastarde.

Die reziproke Kreuzung dagegen, zwittrige *B. alba* befruchtet durch *B. dioica*-Männchen geben 50% Männchen und 50% Weibchen.

Aus diesen Versuchen folgt zunächst, daß Geschlechtstrennung dominiert über Zwittrigkeit, die Bastarde sind keine Zwitter, sondern sind getrenntgeschlechtlich.

Um die eigentümliche Art der Geschlechtsvererbung in diesen reziproken Kreuzungen — die eine gab nur Weibchen, die reziproke Männ-

Digitized by Google

chen und Weibchen zu je 50% — zu erklären, hat CORRENS die folgende Theorie aufgestellt: Das Geschlecht einer diözischen Pflanze vererbt sich genau wie ein mendelndes Merkmal, man kann quasi sagen, es besteht eine weibliche und eine männliche Sippe. In sich selbst sind diese beiden Sippen natürlich nicht fortzupflanzen, sondern man kann nur durch Kreuzung Nachkommenschaft erzielen. Bei der Kreuzung dominiert das Merkmal männlich. Damit ist gesagt, daß alle Weibchen, weil weiblich das rezessive Merkmal ist, homozygotisch weiblich sind, und ferner muß dann angenommen werden, daß alle Männchen heterozygotisch in bezug auf den Geschlechtsfaktor sind, denn nur durch diese Annahme läßt sich die Tatsache verstehen, daß aus der Befruchtung eines Weibchens durch ein Männchen ganz allgemein 50% Männchen und 50% Weibchen hervorgehen.

Wenn die Weibchen alle homozygotisch sind, produzieren sie nur eine Art von Sexualzellen, nur solche, die den Faktor für weiblich übertragen. Wenn die Männchen in punkto Geschlecht immer Heterozygoten sind, dann müssen sie nach den Spaltungsgesetzen auch immer zweierlei Arten von Sexualzellen produzieren, nämlich 50%, die das Merkmal „männlich" und 50%, die das Merkmal „weiblich" übertragen.

Wir wollen einmal diese ganze Sache in der Form eines Schemas darstellen, wie wir es schon mehrfach bei Kreuzungen getan haben. Wir können sagen, es liegt hier ein Spalten mit einer Erbeinheit vor. Die Individuen, welche diese Erbeinheit, heißen wir sie **A**, wenigstens einmal haben, sind männlich, die, welche sie nicht haben, sind weiblich. Diese Erbeinheit **A** können wir also, um in der Presence-Absence-Theorie zu sprechen, so formulieren: „Ausbildung männlicher Sexualorgane, an Stelle der weiblichen", und **a** ist dann: „Fehlen dieses Faktors".

In Form des üblichen Schemas stellt sich nach dem Obengesagten eine Befruchtung zwischen einem Weibchen **aa** und einem Männchen **Aa** folgendermaßen dar:

Weibchen	×	Männchen	
aa		**aA**	P_1
alle nur **a**		50% **A**, 50% **a**	Sexualzellen
50% **aA** (Männchen),		50% **aa** (Weibchen)	F_1

Es liegt eine Rückkreuzung eines Heterozygoten **Aa** mit einem homozygotischen Individuum mit dem rezessiven Merkmal **aa** vor. Das Resultat einer solchen Rückkreuzung muß sein:

50% Individuen mit der Formel **Aa**, also Männchen
50% „ „ „ „ **aa**, also Weibchen.

Digitized by Google

Es entstehen wieder Männchen, die alle heterozygotisch **Aa** sind, und Weibchen, die alle homozygotisch **aa** sind, und so fort ad infinitum. Die Tatsache, daß bei geschlechtlicher Fortpflanzung einer diözischen Spezies immer ungefähr gleich viele Männchen wie Weibchen erzielt werden, ist durch diese Theorie ganz plausibel erklärt.

Nun aber die Kreuzungsversuche, von denen wir ausgegangen waren! Nach der Theorie übertragen die Weibchen einer diözischen Pflanze durch ihre Sexualzellen nur das Merkmal weiblich, d. h. alle ihre Sexualzellen müssen die Bezeichnung **a** bekommen, die Männchen dagegen zu 50% das Merkmal männlich **A** und zu 50% das Merkmal weiblich **a**.

Bei der Kreuzung zwischen einer zwitterigen und diözischen Pflanze kommt aber noch ein weiterer Faktor: Geschlechtstrennung — keine Geschlechtstrennung, hinzu, für den wir die Bezeichnung **Z** bezw. **z** einführen wollen. Die zwitterige Sippe ist **zz**, die getrenntgeschlechtliche ist **ZZ**. Der Faktor **A**, d. h. „Fähigkeit zur Ausbildung männlicher Sexualorgane statt der weiblichen" fehlt der zwitterigen Sippe. Die soweit vervollständigte Formel der beiden Arten wäre also:

zwitterige Art, Männchen und Weibchen **zzaa**
getrennt geschlechtliche Art, Männchen **ZZAa**
getrennt geschlechtliche Art, Weibchen **ZZaa**.

Die beiden reziproken Kreuzungen zwischen diesen Arten lauten in dieser Formelbezeichnung dann folgendermaßen:

1. Weibchen der getrenntgeschlechtlichen Art **ZZaa** × Pollen aus einer Blüte der zwitterigen Art **zzaa**

gibt Individuen von der Formel **Zzaa**

d. h. Pflanzen welche den Faktor **Z** für Geschlechtstrennung enthalten, aber den Faktor **A** für „männlich" nicht, mit anderen Worten ausschließlich Weibchen.

Damit steht das Ergebnis der Kreuzung *B. dioica*-Weibchen × *B. alba* in Übereinstimmung, die Kreuzung hatte ja nur weibliche Bastarde ergeben.

2. Weibliche Blüte der zwitterigen Art **zzaa** × Männchen der getrenntgeschlechtlichen Art **ZZAa**

gibt zweierlei Kategorien von Individuen, nämlich:

50% von der Formel **ZzAa** d. h. Männchen,
50% „ „ „ **Zzaa** d. h. Weibchen.

Digitized by Google

Auch hiermit stimmt das Versuchsergebnis mit der Theorie überein, die zwitterige *B. alba*, befruchtet durch Männchen von *B. dioica*, gab in allen Versuchen 50% männliche und 50% weibliche Bastarde. Also die Theorie steht im Einklang mit dem, was bei der normalen Befruchtung innerhalb einer getrenntgeschlechtlichen Art beobachtet wird, und ebenso auch mit dem, was man bei der Kreuzung einer zwitterigen mit einer getrenntgeschlechtlichen Art gefunden hat.

Es liegt natürlich die Frage nahe, was folgt auf Grund der Theorie für F_2 dieser Bastarde zwischen der getrenntgeschlechtlichen und der zwitterigen Art, und wie stimmen die Folgerungen aus der Theorie mit den Versuchen zusammen?

Diese Frage ist heute noch nicht zu beantworten, weil leider die Bastarde zwischen zwitterigen und getrenntgeschlechtlichen Arten, die man bisher untersucht hat, alle steril sind. Das ist sehr zu bedauern, denn auf Grund der Theorie kann man für F_2 dieser Bastarde sehr bestimmte Schlüsse ziehen. Sollte es sich herausstellen, daß die Befunde in F_2 übereinstimmen mit den Folgerungen aus der Theorie, dann wäre damit natürlich die Theorie außerordentlich befestigt.

Es gibt Pflanzenarten, von denen die eine getrenntgeschlechtlich, die andere zwitterig ist, und die auch fertile Bastarde geben. Eine Untersuchung derartiger Spezies muß einen großen Fortschritt in unserem Wissen von der Geschlechtsvererbung mit sich bringen.

Auch Versuche von SHULL (326) mit *Melandrium* sind vielleicht geeignet, in absehbarer Zeit eine Entscheidung zu bringen. Die beiden Spezies *Melandrium album* und *Melandrium rubrum*, die vielfach auch zu einer Spezies unter dem Namen *Lychnis dioica* L. gerechnet werden, sind streng diözisch. Man findet bei *Lychnis dioica* — um einmal diesen Namen beizubehalten — im allgemeinen nur Männchen und Weibchen und zwar bekommt man aus 1000 Samen etwa 432 Männchen und 568 Weibchen. In SHULLs Kulturen traten aber als Mutanten auch einzelne Pflanzen mit Zwitterblüten auf. Diese Pflanzen wurden auf ihre Erblichkeit hin untersucht und ferner auch reziprok mit rein eingeschlechtlichen Pflanzen gekreuzt. Die Versuche sind erst bis F_1 gediehen, aber hier wird es möglich sein auch F_2 zu analysieren, die „Bastarde" sind völlig fertil.

Die Geschlechtsvererbung dieser zwitterigen Individuen bei Selbstbefruchtung und bei Kreuzung mit eingeschlechtlichen Pflanzen ist vorläufig noch ganz unübersichtlich, es sind noch sehr verschiedene Deutungen möglich.

Einige der wichtigsten von SHULL (326) gefundenen Tatsachen sind folgende:

Digitized by Google

1. Die eine zwitterige Pflanze gab geselbstet 33 Weibchen und 25 Zwitter
2. rein weibliche Pflanzen befruchtet mit Pollen von dieser Zwitter-Pflanze ergaben 236 Weibchen, 161 Zwitter und 2 Männchen
3. Blüten der zwitterigen Pflanzen gaben bestäubt mit Pollen von rein männlichen Pflanzen 21 Weibchen, 11 Männchen und 2 Zwitter.

Genau ebenso verhielt sich auch eine zweite von SHULL gefundene Zwitter-Pflanze.

Dagegen wichen zwei andere zwitterige Pflanzen in ihrer Erblichkeit völlig von diesen erstgenannten beiden ab, die weiblichen Sexualorgane waren anscheinend nicht recht funktionsfähig, es war nur möglich, Nachkommenschaft in der Weise zu bekommen, daß man weibliche

a b

Fig. 30. *Abraxas grossulariata* (a) und seine Varietät *lacticolor* (b). Die schraffierten Stellen der Vorderflügel sind gelblich gefärbt.

Pflanzen mit Pollen dieser Zwitter bestäubte. F_1 bestand dann aus Weibchen und Männchen (65 Weibchen, 73 Männchen).

Den Schlüssel zum Verständnis dieser Erscheinungen kann nur eine Analyse der F_2-Generation vielleicht liefern. Vorläufig sind die Resultate ganz unerklärlich.

Zu der Theorie, daß das Geschlecht nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird, führt auch eine Reihe von wichtigen Beobachtungen über Fälle von Abstoßung (vergl. Vorlesung VIII) zwischen dem geschlechtsbestimmenden Faktor und einem anderen mendelnden Faktor, die von DONCASTER (115, 116), Miss DURHAM (124), BATESON and PUNNETT (13), HAGEDOORN (166), PEARL (172) und anderen untersucht worden sind. Etwas eingehender seien hier zunächst die Versuche von DONCASTER besprochen, die bisher am weitesten durchgeführt sind.

Versuchstier war ein Schmetterling, *Abraxas grossulariata* (Fig. 30), dessen Raupe Stachelbeer- und Johannisbeerblätter frißt, eine

Digitized by Google

überall verbreitete Art. Von dieser Spezies ist eine heller gefärbte Varietät *Abraxas grossulariata var. lacticolor* bekannt, und es ist schon früher aufgefallen, daß diese *lacticolor*-Individuen immer weiblich sind. Die Versuche DONCASTERS ergaben folgendes:

Versuch 1. *lacticolor*-Weibchen befruchtet durch ein normales *grossulariata*-Männchen gaben nur *grossulariata*-Individuen und zwar 45 Männchen und 50 Weibchen.

F_2 dieser Kreuzung — die Bastarde untereinander befruchtet — bestand aus:

14 *grossulariata*-Männchen
4 *grossulariata*-Weibchen
7 *lacticolor*-Weibchen

lacticolor-Männchen mendeln aus dieser Kreuzung nicht heraus.

Daraus folgt zunächst, daß die Varietät *lacticolor* mendelt unter Dominanz von *grossulariata*, aber die Befunde in F_2 werden in irgend einer Weise durch das Geschlecht kompliziert; worin diese Komplikation besteht, zeigen weitere Versuche.

Versuch 2. *lacticolor*-Weibchen wurden befruchtet mit Bastard-Männchen aus F_1 des Versuches 1 und die Kreuzung (eine Rückkreuzung!) ergab

63 *grossulariata*-Männchen
62 *grossulariata*-Weibchen
65 *lacticolor*-Männchen
70 *lacticolor*-Weibchen

In diesen Versuchen traten also jetzt auch männliche *lacticolor* Individuen auf.

Versuch 3. F_1 Bastarde aus Versuch 1 wurden befruchtet durch die in Versuch 2 erhaltenen *lacticolor*-Männchen und ergaben

145 *grossulariata*-Männchen
130 *lacticolor*-Weibchen

Alle *grossulariata* aus dieser Kreuzung sind Männchen und alle *lacticolor* sind Weibchen!

Versuch 4. *lacticolor*-Weibchen befruchtet mit *lacticolor*-Männchen (aus Versuch 2 erhalten) gaben

lacticolor-Männchen
lacticolor-Weibchen

Digitized by Google

Versuch 5. Gewöhnliche *grossulariata*-Weibchen wurden befruchtet mit *lacticolor*-Männchen und gaben in allen Fällen *grossulariata*-Männchen — im ganzen 19 — und *lacticolor*-Weibchen — im ganzen 52. — Das Resultat von Versuch 5 ist somit das gleiche wie das von Versuch 3.

Auf den ersten Blick sehen diese Versuchsergebnisse allerdings „hopelessly confusing" aus, wie DONCASTER selbst von ihnen sagt. Aber auf Grund einer von ihm aufgestellten Theorie, die von BATESON and PUNNETT (13) später noch wesentlich vereinfacht worden ist, sind diese eigentümlichen Versuchsergebnisse verständlich. Diese Theorie ist folgende: Das Geschlecht wird von *Abraxas* nach den Spaltungsgesetzen vererbt, „weiblich" dominiert, alle Weibchen sind heterozygotisch, alle Männchen homozygotisch.

Das ist gerade umgekehrt wie bei *Bryonia*, wo man schließen muß, daß die Weibchen homozygotisch und die Männchen heterozygotisch sind, und daß männlich dominiert.

Die beiden Geschlechter von *Abraxas* sind also unterschieden durch eine etwa folgendermaßen zu formulierende Erbeinheit, die **B** heißen mag: „Ausbildung von weiblichen Sexualorganen anstatt von männlichen", **b** heißt dann „Fehlen dieses Faktors, d. h. Ausbildung von männlichen Sexualorganen".

Der Färbungsunterschied zwischen *grossulariata* und *lacticolor* wird durch eine zweite Erbeinheit, die **G** heißen mag, bedingt. Alle Individuen, welche **G** wenigstens einmal haben, zeigen *grossulariata*-Färbung, alle Tiere ohne diesen Faktor zeigen die blasse *lacticolor*-Farbe.

Zwischen diesen beiden Erbeinheiten **B** und **G** bestehe eine Abstoßung, genau wie in den Fällen, die wir in der Vorl. VIII ausführlich besprochen haben, d. h. wenn ein Individuum in diesen beiden Faktoren heterozygotisch ist, **BbGg** als Formel hat, dann bildet es nicht, wie man erwarten sollte, viererlei Arten von Sexualzellen, **BG**, **Bg**, **bG**, **bg**, aus, sondern nur zweierlei, nämlich nur **Bg** und **bG**. Betrachten wir an der Hand dieser Hypothese die beobachteten Tatsachen.

Versuch 1.

lacticolor-Weibchen × *grossulariata*-Männchen

Bbgg × **bbGG**

Bg, bg ← Sexualzellen → **bG**

das heißt, es sind zweierlei gleich kräftige Kombinationen zu erwarten:

Bg × **bG** = **BbGg**, d. h. *grossulariata*-Weibchen,

bg × **bG** = **bbGg**, d. h. *grossulariata*-Männchen.

Digitized by Google

Damit stimmen die Versuchsergebnisse, Versuch 1 hatte ja ergeben: 45 *grossulariata*-Männchen und 50 *grossulariata*-Weibchen.

Auch die in F_2 dieses Kreuzungsversuches 1 beobachteten Spaltungen stimmen mit den Folgerungen aus der Theorie:

grossulariata-Weibchen aus F_1 dieser Kreuzung mit der Formel **BbGg** × *grossulariata*-Männchen aus F_1 dieser Kreuzung mit der Formel **bbGg**

Bg, bG ← Sexualzellen → **bG, bg**

das heißt, es sind 4 gleich häufige Kombinationen zu erwarten:

Bg × bG = BbGg, d. h. *grossulariata*-Weibchen,
Bg × bg = Bbgg, „ *lacticolor*-Weibchen,
bG × bG = bbGG, „ *grossulariata*-Männchen,
bG × bg = bbGg, „ *grossulariata*-Männchen.

Zu erwarten ist also nach der Theorie, daß F_2 besteht aus **2** *grossulariata*-Männchen : **1** *grossulariata*-Weibchen : **1** *lacticolor*-Weibchen.

Gefunden wurden im Versuch 1 **14** *grossulariata*-Männchen : **4** *grossulariata*-Weibchen : **7** *lacticolor*-Weibchen!

Versuch 2.

lacticolor-Weibchen **Bbgg** × *grossulariata*-Männchen aus F_1 von Versuch 1 **bbGg**

Bg, bg ← Sexualzellen → **bG, bg**

es sind demnach vier Kombinationen in gleicher Häufigkeit zu erwarten:

Bg × bG = BbGg, d. h. *grossulariata*-Weibchen,
Bg × bg = Bbgg, „ *lacticolor*-Weibchen,
bg × bG = bbGg, „ *grossulariata*-Männchen,
bg × bg = bbgg, „ *lacticolor*-Männchen.

Gefunden waren in Versuch 2:

62 *grossulariata*-Weibchen,
70 *lacticolor*-Weibchen,
63 *grossulariata*-Männchen,
65 *lacticolor*-Männchen,

das ist wieder genau das, was auf Grund der Theorie zu erwarten ist.

Digitized by Google

Versuch 3.

grossulariata-Weibchen aus F_1 von Versuch 1 — *lacticolor*-Männchen aus F_1 von Versuch 2

BbGg × **bbgg**

Bg, bG ← Sexualzellen → **bg**

d. h. es sind zwei Kombinationen möglich:

Bg × **bg** = **Bbgg**, d. h. *lacticolor*-Weibchen,

bG × **bg** = **bbGg**, d. h. *grossulariata*-Männchen.

Gefunden wurden:

130 *lacticolor*-Weibchen,

145 *grossulariata*-Männchen.

Versuch 4.

lacticolor-Weibchen — *lacticolor*-Männchen aus Versuch 2

Bbgg × **bbgg**

Bg, bg ← Sexualzellen → **bg**

es sind also zwei Kombinationen zu erwarten:

Bg × **bg** = **Bbgg**, d. h. *lacticolor*-Weibchen,

bg × **bg** = **bbgg**, d. h. *lacticolor*-Männchen.

Gefunden waren nur *lacticolor*-Männchen und -Weibchen, keine *grossulariata*.

Versuch 5.

grossulariata-Weibchen (gewöhnlich wilde aus verschiedenen Teilen Englands) — *lacticolor*-Männchen

BbGg × **bbgg**

Bg, bG ← Sexualzellen → **bg**

Es sind zwei Kombinationen zu erwarten:

Bg × **bg** = **Bbgg**, d. h. *lacticolor*-Weibchen,

bG × **bg** = **bbGg**, d. h. *grossulariata*-Männchen.

Gefunden wurden:

52 *lacticolor*-Weibchen,

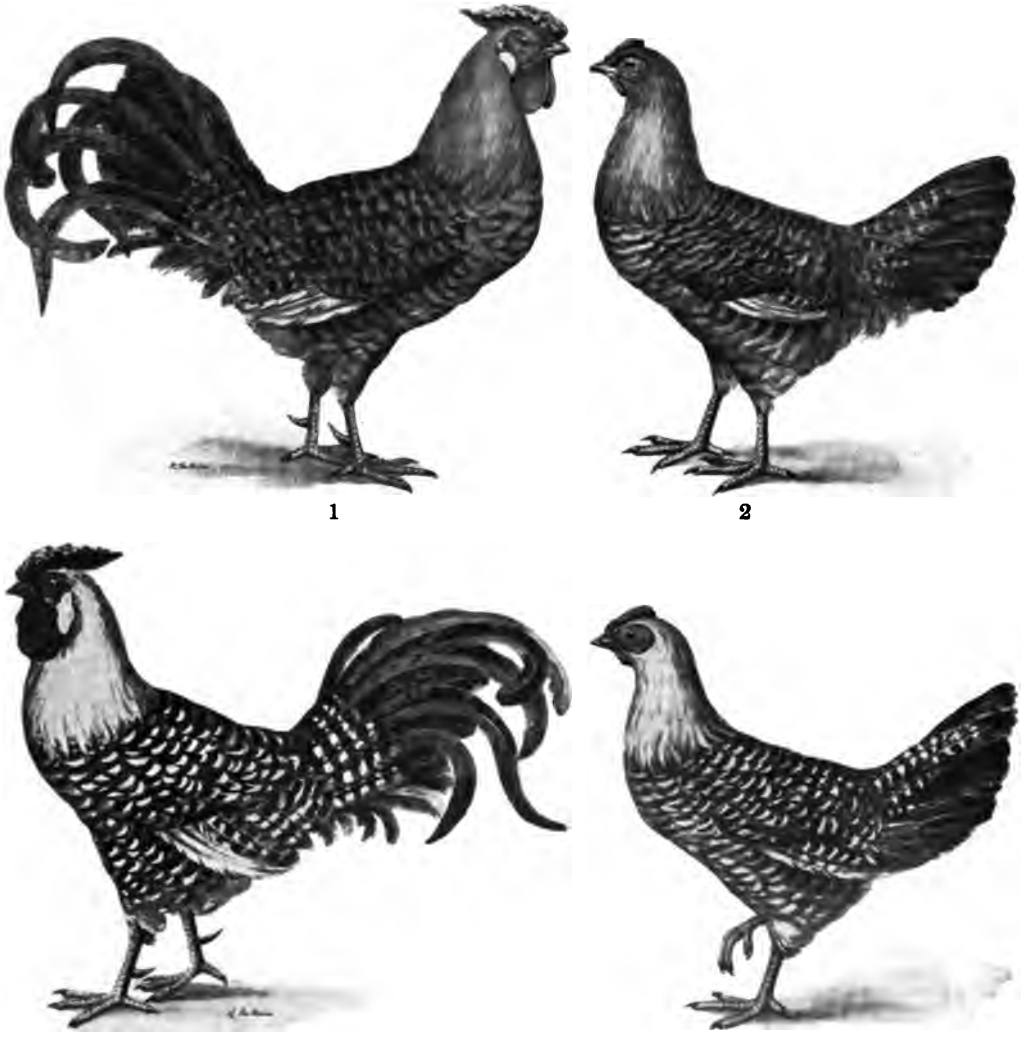
19 *grossulariata*-Bännchen.

Hier ist die Übereinstimmung zwischen dem Versuchsergebnis und der Theorie nicht so weitgehend, wie in allen anderen Versuchen, da theoretisch die beiden Kategorien ja in ungefähr gleicher Zahl hätten gefunden werden müssen.

Insgesamt stimmen die Versuchsergebnisse mit den Schlüssen aus der Theorie ganz auffällig gut zusammen. Es wird die Aufgabe

Digitized by Google

weiterer Versuche sein, zu zeigen, ob das auch für andere Schlüsse gilt, die man aus der Theorie ziehen kann. Solche Möglichkeiten, die Theorie weiter zu prüfen, gibt es noch mehrfach, z. B. treten in



1 2

3 4

Fig. 31. Assendelver Hühner. 1, 2 „Gold", 3, 4 „Silber".
Die Zeichnung der Federn ist in beiden Rassen die gleiche, aber die Grundfarbe ist bei 1 und 2 goldgelb, bei 3 und 4 weiß.

F_2 von Versuch 1 nach der Theorie zweierlei *grossulariata*-Männchen auf, **bbGG** und **bbGg**, ob in Wirklichkeit die *grossulariata*-Männchen in einer derartigen Generation sich entsprechend der Theorie

Digitized by Google

in ihren Erblichkeitsverhältnissen verschieden verhalten, ist durch weitere Versuche feststellbar. — Aber auch jetzt schon hat diese Theorie eine sehr große Wahrscheinlichkeit, und die Wahrscheinlichkeit wird noch verstärkt dadurch, daß auch bei anderen Tieren, z. B. bei Kanarienvögeln (124) und Hühnern genau entsprechende Versuchsresultate gefunden worden sind, die auch alle in genau der gleichen Weise theoretisch verständlich zu machen sind.

Hier seien nur einige entsprechende Beobachtungen von HAGEDOORN[1]) an Hühnern noch besprochen.

Von einer in Holland als „Assendelver" (nach der Stadt Assendelft) bezeichneten Hühnerrasse gibt es zwei Farbentypen, „golden" und „silbern", die in Fig. 31 (S. 149) abgebildet sind. „Silbern" dominiert über „golden", aber es besteht auch hier offenbar zwischen dem Faktor, der das Geschlecht bestimmt, und dem, der die Silberfarbe hervorruft, eine gegenseitige Abstoßung genau wie zwischen den entsprechenden Faktoren **B** und **G** bei Abraxas. Auch hier sind ferner offenbar die Männchen homozygotisch, die Weibchen heterozygotisch in dem geschlechtsbestimmenden Faktor. Wir wollen einmal den Faktor, welcher das Geschlecht bestimmt, wieder **B** heißen (bedingt Ausbildung weiblicher Geschlechtsorgane, die **bb**-Tiere sind Männchen) und den Faktor, welcher die Silberfarbe hervorruft, mit **S**. Diese Tatsachen ermöglichen es, die sehr widerspruchsvollen Beobachtungen über Vererbung von Geschlecht und Farbe bei diesen Hühnern leicht zu verstehen.

Die Beobachtungen sind folgende:

1. 15 „Gold"-Hennen gaben getreten durch einen „Silber"-Hahn:
   162 „Silber"-Hähne
   163 „Silber"-Hennen
   165 „Gold"-Hähne
   160 „Gold"-Hennen

In der Sprache unser Formeln ausgedrückt hätten wir demnach:

„Gold"-Hennen		„Silber"-Hahn
ssBb	×	**Ssbb**
sB, sb	← Keimzellen →	**Sb, sb**

es sind folgende vier Kombinationen zu erwarten:

sB × Sb = SsBb d. h. „Silber"-Hennen
sB × sb = ssBb „ „Gold"-Hennen
sb × Sb = Ssbb „ „Silber"-Hähne
sb × sb = ssbb „ „Gold"-Hähne

Das war auch im Versuch gefunden.

[1]) Nach unveröffentlichten Versuchen.

Digitized by Google

2. 14 „Silber"-Hennen gaben getreten durch einen „Gold"-Hahn:
249 „Silber"-Hähne
243 „Gold"-Hennen
das wäre in der Theorie:

„Silber"-Hennen	×	„Gold"-Hahn
SsBb		**ssbb**
Sb, sB	← Keimzellen →	**sb**

Kombinationen:
Sb × sb = Ssbb d. h. „Silber"-Hähne
sB × sb = ssBb „ „Gold"-Hennen
also das, was im Versuch gefunden wurde.

3. 9 „Gold"-Hennen getreten durch einen „Gold"-Hahn gaben:
53 „Gold"-Hähne
51 „Gold"-Hennen
das wäre in der Theorie:

„Gold"-Hennen	×	„Gold"-Hahn
ssBb		**ssbb**
sB, sb	← Keimzellen →	**sb**

Kombinationen:
sB × sb = ssBb d. h. „Gold"-Hennen
sb × sb = ssbb „ „Gold"-Hähne

4. „Silber"-Hennen getreten durch einen „Silber"-Hahn gaben:
11 „Silber"-Hähne
4 „Silber"-Hennen
0 „Gold"-Hähne
5 „Gold"-Hennen
Der Versuch lautet in der Formelbezeichnung offenbar:

„Silber"-Hennen	×	„Silber"-Hahn
SsBb		**Ssbb**
Sb, sB	← Keimzellen →	**Sb, sb**

Kombinationen:
Sb × Sb = SSbb d. h. „Silber"-Hähne
Sb × sb = Ssbb „ „Silber"-Hähne
sB × Sb = SsBb „ „Silber"-Hennen
sB × sb = ssBb „ „Gold"-Hennen
d. h. 2 „Silber"-Hähne : 1 „Silber"-Henne : 1 „Gold"-Henne.
Das ist fast genau das auch im Versuch gefundene Verhältnis.

Obwohl die Versuche mit Hühnern lange nicht in so großem Umfange ausgeführt sind, wie die *Abraxas*-Versuche, so besteht trotz-

Digitized by Google

dem wohl kein Zweifel mehr, daß in beiden Fällen es sich um eine völlig analoge Erscheinung handelt.

Die Erkenntnis dieser Gesetzmäßigkeiten bei den Assendelver-Hühnern hat eine gewisse praktische Bedeutung deshalb, weil es nicht möglich ist, an den ganz jungen Hühnchen das Geschlecht zu erkennen, was häufig sehr erwünscht wäre. Zieht man sich seine jungen Hühnchen einfach nach dem Schema des Versuches 2, was leicht durchführbar ist, dann kann man immer an der Farbe der jungen Hühnchen schon das Geschlecht erkennen. Die silberfarbigen sind dann immer männlich, die goldfarbigen immer weiblich.

Über einen sehr interessanten ähnlichen Fall von Abstoßung zwischen einem Farbenfaktor und dem hypothetischen Geschlechtsfaktor bei Hühnern haben kürzlich R. PEARL and F. M. SURFACE (272) berichtet.

Soviel hier über diese merkwürdigen Fälle von Abstoßung zwischen dem geschlechtsbestimmenden Faktor und einem Färbungsfaktor.

Was uns hier am meisten interessiert, ist der Umstand, daß auch die Ergebnisse aller dieser eben besprochenen Versuche dafür sprechen, daß das Geschlecht nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird und daß das eine Geschlecht homozygotisch, das andere heterozygotisch ist, ganz wie es nach der Theorie von CORRENS bei den Pflanzen auch der Fall sein soll.

Ein wohl nicht allzu wesentlicher Unterschied zwischen den Theorien von CORRENS einerseits und von DONCASTER-BATESON-PUNNETT andererseits ist der Umstand, daß bei den Pflanzen die Weibchen alle homozygotisch, die Männchen heterozygotisch zu sein scheinen, während bei den Schmetterlingen und Vögeln die Weibchen heterozygotisch und die Männchen homozygotisch wären. Geschlechtstrennung ist aber im Laufe der Phylogenie ganz sicher sehr häufig neu aufgetreten, da ist also ein derartiger Unterschied nicht unerwartet.

Diese Auffassung, daß das Geschlecht als ein selbständiges, unabhängig von den übrigen, mendelndes Merkmal vererbt wird, gibt auch ohne weiteres den Schlüssel zu der oft zitierten Beobachtung, daß die Kreuzung eines Weibchens einer Art (etwa Fasanenhenne) mit dem Männchen einer anderen Art (etwa Haushahn) männliche Bastarde gibt, die deutlich einzelne Eigenschaften der Männchen der Art aufweisen, zu der die Mutter gehört, und umgekehrt Weibchen mit Eigenschaften, welche die Weibchen der väterlichen Spezies zeigen. Das kann man sich leicht klarmachen, wenn man ein entsprechendes Formelschema aufstellt. Ich brauche dies hier wohl nicht im einzelnen auszuführen.

Digitized by Google

Eine weitere Diskussion des Themas Geschlechtsvererbung kann wohl unterbleiben, wir können bei dem geradezu erstaunlich großen Fortschritt der experimentellen Arbeit auf diesem Gebiete ruhig zuwarten, bis endgültig entscheidendes Tatsachenmaterial zusammengebracht worden ist, allzu lange kann dies nicht mehr dauern.

Nur eine Frage, in der sehr viel Unklarheit herrscht, sei kurz hier bespsochen. Das ist die von der Geschlechtsvererbung ganz unabhängige Frage der Geschlechtsbestimmung. Wenn wir eine Konfusion vermeiden wollen, dann müssen wir hier zurückgreifen auf einiges, was wir in den Vorlesungen I—III besprochen haben. Wir haben dort festgestellt, daß nie ein Außenmerkmal wie Blütenfarbe, Blattform usw. als solches vererbt wird, sondern vererbt wird immer nur eine bestimmte Reaktionsfähigkeit auf die Außeneinflüsse. Die fertigen, an den Tieren oder Pflanzen sichtbaren, Außenmerkmale sind erst das Resultat dieser Reaktion. Die Außenmerkmale hängen also außer von der ererbten Reaktionsweise sehr wesentlich von Außeneinflüssen ab, die auf das betreffende Individuum einwirken, es modifizieren. Und die Modifizierbarkeit aller Außenmerkmale ist sehr groß, sehr viel größer als man gewöhnlich denkt.

Wir haben in Vorlesung I gehört, daß eine Pflanze aus einer normalerweise roten Primelrasse *P. sinensis rubra* weiße Blüten produziert, wenn man sie sehr warm kultiviert genau wie die Blüten einer weißen Rasse *P. sinensis alba*. Es ist also leicht möglich, ein Individuum der roten Rasse, das „eigentlich rot ist", so zu modifizieren, daß es äußerlich nicht mehr von einem Individuum der weißen Rasse unterscheidbar ist.

Denkbar wäre es danach auch, daß es möglich wäre z. B. von *Bryonia dioica* ein Individuum, das „eigentlich" weiblich ist, durch irgend welche Außeneinflüsse so zu modifizieren, daß es männlich wird. Diese nachträgliche Geschlechtsbestimmung wäre dann eine Modifizierung. Ob eine derartige, wie man sagt „epigame" Geschlechtsbestimmung aber vorkommt, das ist noch sehr unsicher.

Über Fälle von epigamer Geschlechtsbestimmung durch Außeneinflüsse, bestimmte Ernährung der Embryonen usw. ist sehr viel geschrieben worden. Sicher erwiesen ist eine derartige Modifikation bisher aber in keinem Falle. Vererbungsversuche mit epigam in dem Geschlecht umgeänderten Pflanzen oder Tieren hätten natürlich auf Grund der neueren in dieser Vorlesung aneinandergesetzten theoretischen Vorstellungen das größte Interesse. Eine „eigentlich" weibliche, epigam aber in männlich modifizierte Pflanze von *Bryonia dioica* müßte nach der Theorie nur weibliche Nachkommen geben, wenn man mit ihr eine gewöhnliche weibliche Pflanze befruchtet.

Digitized by Google

Im Anschluß an diese Besprechung der Geschlechtsvererbung können dann vielleicht am besten auch einige Fälle besprochen werden, wo die Art, wie eine Erbeinheit sich äußert, durch das Geschlecht beeinflußt wird.

Von Schafen gibt es Rassen, welche in beiden Geschlechtern hornlos sind, und andere Rassen, bei welchen beide Geschlechter Hörner tragen. Eine Kreuzung zwischen den beiden Rassen, die WOOD (425) ausgeführt hat, gab eigentümliche Verhältnisse. Er kreuzte ein weibliches, Hörner tragendes Schaf aus der in beiden Geschlechtern gehörnten Dorset-Rasse mit einem hornlosen Widder aus der in beiden Geschlechtern hornlosen Suffolk-Rasse. Ferner führte er auch die reziproke Kreuzung, Suffolk-Schaf × Dorset-Widder aus. F_1 der beiden Kreuzungen bestand aus gehörnten Männchen und hornlosen Weibchen. Wir haben also die eigentümliche Erscheinung, daß in F_1 die Hörner im männlichen Geschlecht dominieren, im weiblichen rezessiv sind. Die F_2-Generation, die durch die Paarung dieser F_1-Tiere untereinander erzielt wurde, bestand dann aus **drei** Teilen gehörnten : **einem** Teil hornlosen Männchen und **einem** Teil gehörnten : **drei** Teilen hornlosen Weibchen, wie auf Grund der Spaltungsgesetze zu erwarten war.

Ganz analoge Fälle von ungleicher Dominanz sind auch sonst bekannt. Sehr instruktiv ist ein Fall von Vererbung der Haarfarbe bei Katzen, über den DONCASTER (113) berichtet hat. Kreuzt man eine homozygotisch schwarze Katze mit einer homozygotisch gelben, so sind die F_1-Männchen gelb, die F_1-Weibchen aber schwarz-gelb gescheckt, haben eine Färbung, wie man sie oft bei Meerschweinchen findet. Es dominiert also im männlichen Geschlecht gelb über schwarz, im weiblichen Geschlecht dagegen zeigen die Heterozygoten diese eigenartige neue Färbung. In F_2 erhält man eine ganz regelrechte Spaltung und auch hier sind wieder die weiblichen Heterozygoten gescheckt, die männlichen einfarbig gelb.

Eine gewisse praktische Wichtigkeit hat diese Erscheinung der ungleichen Dominanz deswegen, weil sehr wahrscheinlich eine ganze Reihe von erblichen Mißbildungen beim Menschen sich in dieser Weise vererben. Das gilt für die Vererbung der Farbenblindheit, der Bluterkrankheit (Haemophilie), gewisser Formen der Nachtblindheit (Hemerrallopie) usw. Farbenblindheit scheint z. B. im männlichen Geschlecht zu dominieren und im weiblichen rezessiv zu sein. Dadurch wird die Erscheinung verständlich, daß Farbenblindheit bei Männern viel häufiger, nach der Statistik etwa 4—5 mal so oft, vorkommt als bei Frauen, und ferner ist damit verständlich, daß häufig Frauen, die selber nicht farbenblind sind, aber von einem farbenblinden Vater abstammen, Farbenblindheit auf einen Teil ihrer Söhne vererben,

Digitized by Google

ferner, daß nicht farbenblinde Männer aus Familien, in denen Farbenblindheit vorkommt, nie Farbenblindheit vererben. Untersucht man eine Anzahl von Stammbäumen von Familien, in denen diese erbliche Mißbildungen vorkommen, so findet man eine auffällige Übereinstimmung mit der Theorie. Im einzelnen ist aber doch noch vieles hierbei unklar. (Literatur bei NETTLESHIP (261).)

Über einen anderen in mancher Hinsicht ähnlichen Fall, wo eine Erbeinheit sich bei Schmetterlingen ganz verschieden äußert, je nachdem ob es sich um ein weibliches oder ein männliches Tier handelt, hat DE MEIJERE (240) interessante Mitteilungen gemacht.

Es war den Lepidopterologen schon lange bekannt, daß es von manchen Schmetterlingsarten zwar nur eine Sorte von Männchen, aber mehrere, sehr verschiedene Sorten von Weibchen gibt. Auch das Umgekehrte kommt vor. Eine Spezies kann aus nur einer Sorte von Weibchen, aber aus mehreren Sorten von Männchen bestehen. Sehr auffällig ist ein solcher „Polymorphismus" der Weibchen bei *Papilio Memnon*. Das Männchen und die zugehörigen dreierlei Weibchen dieser Art sind in Fig. 32—35 (S. 156 u. 157) abgebildet. Die Weibchen werden als *forma Laomedon* (Fig. 33), *forma Agenor* (Fig. 34) und *forma Achates* (Fig. 35) bezeichnet. Wie ein Blick auf die Bilder zeigt, sind die Unterschiede sehr beträchtlich. Auch in der Farbe sind die Unterschiede sehr deutlich.

Wie aus den von DE MEIJERE bearbeiteten Zuchtversuchen von JACOBSON (184) hervorgeht, ist die Sachlage hier die, daß die Farbe und Form durch 2 unabhängig mendelnde Erbeinheiten bewirkt wird, die wir etwa **A** und **B** heißen wollen.

Fehlen alle zwei Erbeinheiten, so haben die Weibchen die Form und Farbe von *Laomedon*. Ist nur die eine Erbeinheit **A** vorhanden, lautet die Formel also **AAbb**, so haben die Weibchen die Form und Farbe von Fig. 34 d. h. sie stellen dann die *forma Agenor* dar. Sind beide Erbeinheiten **A** und **B** vorhanden, so zeigen die Weibchen die Form und Farbe von *Achates*, Fig. 35.

In den Männchen dagegen äußern sich diese Erbeinheiten **gar nicht**. Also ein Männchen von der Formel **aabb** sieht genau ebenso aus wie eines von der Formel **AABB**. Daß aber, obwohl sie äußerlich nicht unterscheidbar sind, auch — entsprechend den verschiedenen Weibchen — verschiedene Männchen vorkommen, geht mit Sicherheit aus JACOBSONS Kreuzungsversuchen hervor, die vollkommen klar und verständlich sind, wenn man diese Annahme macht. Einige von den zahlreichen Versuchen seien hier mitgeteilt.

Digitized by Google

Fig. 32. *Papilio Memnon* ♂ (nach DE MEIJERE).

Fig. 33. *Papilio Memnon* ♀, f. Laomedon (nach DE MEIJERE).

Digitized by Google

Fig. 34. *Papilio Memnon* ♀, f. Agenor (nach DE MEIJERE).

Fig. 35. *Papilio Memnon* ♀, f. Achates (nach DE MEIJERE).

Digitized by Google

Versuch 1.

Achates-Weibchen Nr. 1 × Männchen Nr. I P_1

11 Männchen, 10 *Agenor*-Weibchen und 10 *Achates*-Weibchen F_1

offenbar war hier das Männchen **AAbb**, das Weibchen aber **AABb**. Eine solche Kreuzung muß *Agenor*-Weibchen und *Achates*-Weibchen in gleicher Zahl ergeben, d. h. 2 Männchen: 1 *Achates*-Weibchen: 1 *Agenor*-Weibchen.

Versuch 2.

Achates-Weibchen Nr. 5 × Männchen Nr. V P_1
(aus F_1 von Versuch 1) (aus F_1 von Versuch 1)

3 Männchen, 1 *Agenor*-Weibchen, 4 *Achates*-Weibchen F_1

Hier war das Männchen wohl **AABb** und ebenso auch das Weibchen. Männchen und Weibchen von dieser Formel müssen ja auch in F_1 von Versuch 1 entstehen. Aus der Paarung zweier Tiere mit dieser Formel müssen theoretisch *Achates*-Weibchen und *Agenor*-Weibchen im Verhältnis 3 : 1 hervorgehen, d. h. 4 Männchen : 3 *Achates*-Weibchen : 1 *Agenor*-Weibchen.

Versuch 3.

Agenor-Weibchen Nr. 2 × Männchen Nr. II P_1

32 Männchen, 17 *Agenor*-Weibchen, 19 *Laomedon*-Weibchen F_1

Danach war das Männchen Nr. II **aabb**, das Weibchen Nr. 2 **Aabb** und zu erwarten wäre 2 Männchen : 1 *Agenor*-Weibchen : 1 *Laomedon*-Weibchen.

Versuch 4.

Laomedon-Weibchen Nr. 17 × Männchen Nr. XVIII P_1

20 Männchen, 4 *Laomedon*-Weibchen, 8 *Achates*-Weibchen F_1

Offenbar war hier das Männchen **AaBB** und das Weibchen **aaBB**. Zu erwarten wäre auf Grund dieser Formel : 2 Männchen : 1 *Achates*-Weibchen : 1 *Laomedon*-Weibchen. In Anbetracht der sehr kleinen Zahlen ist die Übereinstimmung zwischen den gefundenen Zahlen und den berechneten aber auch hier noch groß genug.

Derartige Versuche hat JACOBSON in ganzem 17 ausgeführt und wie DE MEIJERE gezeigt hat, stimmen alle dabei gefundenen Tatsachen völlig mit der Theorie überein. Wahrscheinlich ist die Vererbungsweise bei

Digitized by Google

den anderen Fällen von sexuellem Polymorphismus bei Schmetterlingen überall eine völlig analoge. Auch bei unseren gewöhnlichen Posthörnchen *Colias edusa* gibt es nur einerlei Männchen, aber zweierlei Weibchen. Eine Sorte Weibchen ist orangefarbig wie das Männchen, eine andere Sorte Weibchen ist blaßgelblich *(var. helice)*. Hier ist die Sachlage wohl die, daß wir zwei Rassen haben, eine dominierende *helice*-Rasse und die gewöhnliche „normale" Rasse, die sich aber nur im weiblichen Geschlecht unterscheiden.

Vorlesung X

Vererbung nach anderen Gesetzen. Vererbung nur durch die Mutter. — Vererbung mit vegetativer Spaltung in F_1. — Scheinbare Fälle von nichtmendelnder Vererbung. — Cytologisches.

Die letzten Vorlesungen haben uns eine Übersicht gegeben über eine Fülle von Tatsachen, die durch die experimentelle Forschung der letzten Jahre bekannt geworden sind. Den Schlüssel zum Verständnis aller dieser im einzelnen ja oft verwickelten Dinge liefern die Mendelschen Spaltungsgesetze.

Es ist nun die Frage, gibt es denn überhaupt eine Vererbung, die nicht nach den Spaltungsgesetzen vor sich geht? Noch vor wenigen Jahren wäre man ausgelacht worden, wenn man diese Frage überhaupt gestellt hätte, man glaubte damals, eine Vererbung nach den Spaltungsgesetzen sei sozusagen immer nur eine Ausnahme, für gewöhnlich gehe die Vererbung nach ganz anderen Gesetzen und Regeln vor sich. Man war eben mit der Konstatierung, daß irgend eine beobachtete Tatsache nicht mit den Spaltungsgesetzen harmoniere, daß eine andere Art von Vererbung vorliege, sehr viel freigiebiger als heute. Nun haben wir aber erlebt, daß einer um den anderen von diesen scheinbar andersartigen, zunächst unverständlichen Fällen sich als eine regelrechte Mendelspaltung entpuppt hat, und wir sind deswegen heute sehr, vielleicht allzusehr mißtrauisch geworden. Schädlich ist diese Skepsis freilich sicher nicht, sie spornt zu immer neuer gründlicher Untersuchung an. Über zweifelhafte, ungenügend untersuchte Dinge, die vorläufig nicht recht verständlich sind, ist zwar sehr viel, unnötig viel, publiziert, aber Fälle, wo wir sicher sagen können, daß wirklich eine andere und vor allem auch was für eine Art von Vererbung vorliegt, sind sehr wenige bekannt.

Digitized by Google

Bleiben wir zunächst bei Kreuzungen innerhalb einer Spezies. Schon heute sind eine Reihe von Pflanzenarten: *Antirrhinum majus*, *Mirabilis Jalapa*, *Lathyrus odoratus*, *Avena sativa*, *Hordeum vulgare* usw. derartig weitgehend untersucht, daß man für diese Arten die Frage zur Diskussion stellen kann, ob hier nichtmendelnde Unterschiede zwischen Individuen, Rassen, Varietäten, kurz ob nichtmendelnde Unterschiede „innerhalb der Spezies" eine größere Rolle spielen als mendelnde. Diese Frage ist mit ziemlicher Sicherheit zu verneinen. Bei *Antirrhinum* z. B. ist mir nur ein Rassenmerkmal, wenn man es überhaupt so nennen darf, bekannt, welches sicher nicht mendelt. Alle anderen Unterschiede zwischen den zahlreichen zum Teil sehr verschiedenen Rassen, die ich bisher untersucht habe, mendeln. Alle die hunderte von Farbenrassen, ferner die Rassen mit verschiedener Blütenform und Blütengröße, die ich kenne, beruhen nur auf dem Fehlen oder Vorhandensein einer relativ kleinen Anzahl von Erbeinheiten.

Für die Rassen und Varietäts-Unterschiede innerhalb der Art spielen demnach nichtmendelnde Eigenschaften höchst wahrscheinlich so gut wie gar keine Rolle. Genau das gleiche gilt übrigens auch, das sei hier gleich mit erwähnt, für die Unterschiede zwischen *Antirrhinum majus* und einigen anderen damit nahe verwandten wilden „Arten" der Gattung *Antirrhinum*.

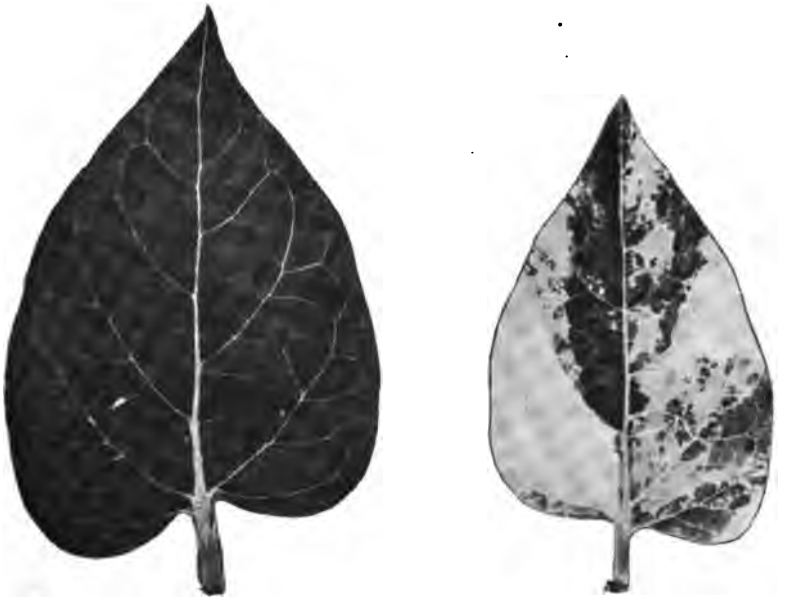
Immerhin sind aber zweifellos doch Fälle bekannt, wo eine Vererbung nach anderen Gesetzmäßigkeiten erfolgt. Das erste Beispiel eines Merkmales, das sicher nicht mendelt, hat CORRENS (88, 89) bei *Mirabilis* gefunden.

Bei *Mirabilis Jalapa* gibt es eine Rasse *Mirabilis Jalapa albomaculata*, die statt normal grüner ganz unregelmäßig gelblich-weiß und grün gescheckte Blätter hat (Fig. 36b). Die einzelnen Pflanzen sind sehr ungleich stark bunt, die Blätter können grün mit weißen Fleckchen oder aber auch weiß mit grünen Fleckchen sein und dazwischen finden sich alle Übergänge. Es kommt ferner auch vor, daß einzelne Blätter dieser Rasse ganz grün oder andere ganz gelblich-weiß sind. Typisch für die Rasse ist es ferner, daß sie vegetativ ganz erstaunlich inkonstant ist, es treten beständig Zweige auf, die ganz normal grün sind und es dann auch weiterhin dauernd bleiben, und ebenso treten auch entsprechende rein gelblich-weiße Zweige auf. Anatomisch beruht diese Buntblätterigkeit darauf, daß in den hellen Stellen die Chromatophoren nicht grün sind, sondern mehr oder weniger stark ausgebleicht. Die Grenze zwischen grünen und weißen Flecken in den Blättern einer solchen bunten Pflanze ist keine scharfe, sondern eine ganz allmähliche, die Zellen an der Grenze können blaßgrüne Chromatophoren haben, und auch innerhalb einer Zelle kann die Farbe der verschiedenen Chro-

Digitized by Google

matophoren ungleich sein. Rein grüne Äste an einer solchen Pflanze bleiben, wie eben schon gesagt, für gewöhnlich weiterhin dauernd grün, rein weiße dauernd weiß.

Ebenso unregelmäßig wie das vegetative Verhalten dieser Pflanzen ist auch ihre Erblichkeit. Grüne Äste haben im allgemeinen rein grüne, auch weiterhin konstant grün bleibende Deszendenz. Weiße Äste geben nur weiße, bald verhungernde Keimpflanzen. Die Blüten auf den bunten Ästen geben teils gelblich-weiße, teils grüne, teils gescheckte Keimpflanzen. Lebensfähig sind nur die grünen und die gescheckten



a b

Fig. 36. Blätter von *Mirabilis Jalapa* (a) und *M. J. albomaculata* (b) nach CORRENS.

Keimlinge, aber letztere auch nur von einem gewissen minimalen Chlorophyllgehalt an. Die grünen Keimpflanzen aus der Nachkommenschaft von gescheckten Ästen dieser *albomaculata*-Pflanzen bleiben grün und haben auch weiterhin eine grüne Deszendenz.

Die Zahl der grünen, gescheckten und der mehr oder weniger rein weißen Nachkommen aus einer Blüte ist sehr verschieden, je nachdem ob die Blüte auf einem stark oder schwach weiß gescheckten Aste aufsitzt.

Sehr eigenartig ist das Verhalten dieser Buntblätterigkeit bei Kreuzungen. Es zeigt sich nämlich, daß eine Vererbung nur durch die Mutter erfolgt. Die Versuche von CORRENS ergaben Folgendes: Bestäubt man eine Blüte auf einem weißen Ast oder eine, die an einer

Digitized by Google

ganz weißen Stelle eines gescheckten Astes aufsitzt, mit Blütenstaub von einer normalen grünen Pflanze, so bekommt man nur weiße bald sterbende Keimlinge.

Fig. 37. *Albomaculata*-Pflanze von *Antirrh. majus.*

Die reziproke Kreuzung aber, d. h. Blüte einer grünen Pflanze bestäubt mit Pollen von einem weißen Ast der bunten Pflanze gibt nur grüne Deszendenten, die sich zwar in allen anderen Merkmalen (z. B. in der Blütenfarbe usw.) als Bastarde erweisen, die aber wiederum in Hinsicht auf dieses *albomaculata*-Merkmal rein nach der — hier grünen — Mutter schlagen, ebenso wie in der reziproken Kreuzung die Keimlinge ja auch alle nach der — dort weißen — Mutter geschlagen hatten. Diese grünen Bastarde aus der Kreuzung grün × weiß bleiben auch in weiteren Generationen völlig konstant grün.

a b

Fig. 38. Blätter einer grünen (a) und einer weißen (b) Sippe von *Pelargonium zonale.*

Weitere Versuche zeigten alle in entsprechender Weise, daß der *albomaculata*-Charakter immer nur durch die Mutter vererbt wird. So gibt eine Blüte auf einem gescheckten Aste bei Selbstbefruchtung grüne, gescheckte und weiße Nachkommen, und genau die gleiche Deszendenz geben entsprechende Blüten, die man mit Pollen von einem weißen Aste oder die man mit Pollen von einer rein grünen Pflanze bestäubt.

Digitized by Google

Wir haben hier demnach ein Merkmal vor uns, das nur durch die Eizelle übertragen wird und das ferner auch nicht spaltet. Außerdem wird aber dieses Merkmal in sehr unregelmäßiger, ganz ungleicher Weise durch die verschiedenen Blüten ein und desselben Individuums vererbt.

Wie diese Vererbung zu verstehen ist, ist unsicher. Aber CORRENS macht es sehr wahrscheinlich, daß hier etwas von der sonstigen „Vererbung" ganz prinzipiell Verschiedenes vorliegt, nämlich die Übertragung einer im Protoplasma lokalisierten Krankheit. Nach allem, was wir wissen, stammt das Protoplasma eines Pflanzenembryos immer nur von der Mutter her. Mit dem männlichen Sexualkern wird kein Protoplasma übertragen. Daß alle diese sonderbaren Erblichkeitsverhältnisse der *albomaculata*-Sippe mit dieser Annahme völlig im Einklang stehen, brauche ich wohl nicht im einzelnen zu zeigen.

Fig. 39. Keimpflanzen von Bastarden zwischen einer grünen und einer weißen Sippe von *Pelargonium zonale*.

Vollkommen analoge *albomaculata*-Sippen kommen auch bei *Antirrhinum* (Fig. 37) und wohl auch bei anderen Pflanzen vor.

Ein weiteres Merkmal, das nicht mendelt, sondern nach einer anderen Gesetzmäßigkeit vererbt wird, habe ich selbst (19) bei *Pelargonium zonale*, der bekannten Zierpflanze, gefunden.

Es gibt von vielen Pflanzen Rassen, welche rein weißblätterig sind, z. B. bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und anderen. Diese Rassen mendeln, gekreuzt mit grünen Rassen, ganz regelrecht auf. F_1 ist grün, F_2 besteht aus $^3/_4$ grünen und $^1/_4$ weißen Pflanzen. Ganz anders ist nun aber die Erblichkeit bei der von mir untersuchten rein weißen Sippe

Digitized by Google

von *Pelargonium*. (Fig. 38b.) In sich ist auch diese Sippe völlig konstant, Sämlinge sind immer rein weißblätterig, und ebenso ist sie auch ganz konstant bei vegetativer Vermehrung — durch Aufpfropfen weißer Zweige auf grüne Pflanzen, auf deren Kosten die weißen Zweige dann leben. Kreuzungen zwischen der weißen und einer konstant grünen Sippe geben in beiden reziproken Wegen Sämlinge, die in sehr sonderbarer Weise mosaikartig aus grünen und weißen Komplexen zusammengesetzt sind. Vergl. Fig. 39 und 40 (obere Reihe). Im einzelnen sind diese Pflanzen sehr verschieden. Von Pflanzen, die äußerlich betrachtet ganz weiß aussehen und nur bei sehr genauem Zusehen einen oder einige

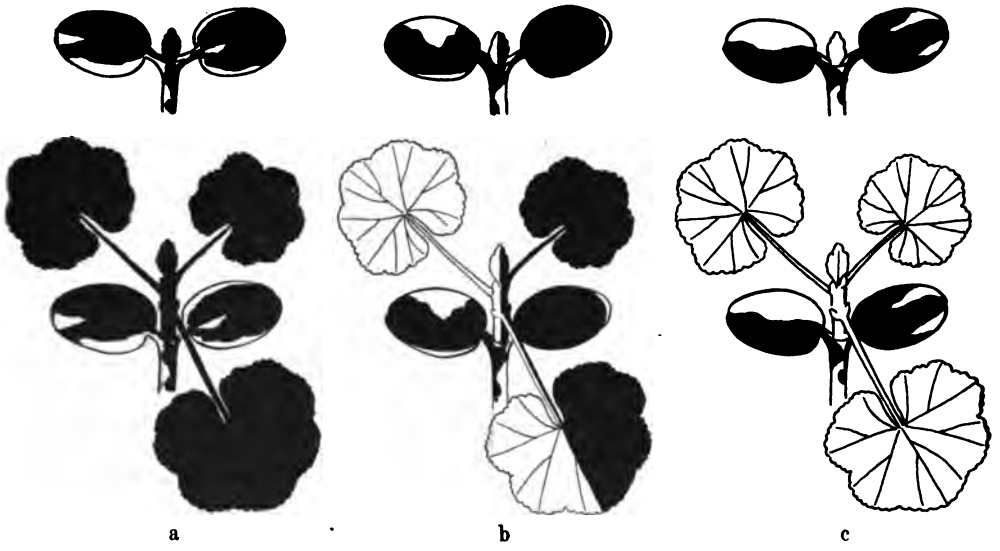


Fig. 40. Keimpflanzen von Bastarden zwischen einer grünen und einer weißen Sippe von *Pelargonium*. (Schema.)

grüne Fleckchen zeigen, bis zu grünen mit nur ganz vereinzelten weißen Blättchen finden sich alle Zwischenstadien. Einzelne Pflanzen sind anscheinend ganz weiß, einzelne anscheinend ganz grün, aber sehr wahrscheinlich sind dies nur extreme Fälle, wo die anders gefärbten Zellenkomplexe so klein sind, daß sie nur bei mikroskopischer Durchmusterung gefunden werden könnten. Diese mosaikartig zusammengesetzten Pflänzchen zeigen nun eine sehr eigenartige Weiterentwicklung, die ganz verschieden ist, je nach der Beschaffenheit der Stelle, aus welcher der Vegetationskegel sich entwickelt.

Sitzt der Vegetationskegel in einem grünen Mosaikstück, so geht daraus eine weiterhin rein grüne Pflanze hervor, die dann auch nur grüne Deszendenz hat. Fig. 40a.

Digitized by Google

Sitzt der Vegetationskegel in einem weißen Mosaikstück, so geht daraus eine rein weiße Pflanze hervor, Fig. 40c und Fig. 41, die rasch Hungers stirbt, wenn man sie nicht auf eine grüne Pflanze aufpfropft.

Sitzt endlich der Vegetationskegel gerade auf der Grenze eines grünen und eines weißen Mosaikstückes, so geht daraus eine Pflanze hervor, die auf der einen Seite weiß, auf der anderen grün ist. Fig. 40b und 42. Die Blätter, die auf der weißen Seite entstehen, sind rein weiß, die auf der grünen Seite entstehenden rein grün, und Blätter, die auf der Grenze aufsitzen, sind halb grün, halb weiß. Vergl. Fig. 43. Diese Pflanzen haben offenbar einen auf der einen Seite grünen, auf der anderen Seite weißen Vegetationskegel, sie sind „Sektorialchimären“[1]), wie der Terminus technicus heißt. Zweige, die auf einer solchen längsgeteilten Sektorialchimäre im grünen Teil entstehen, sind rein und konstant grünblätterig, Zweige, die im weißen Teil entstehen, sind rein und konstant weißblätterig.

Fig. 41. Rein weißblätterige, aus einem Mosaiksämling entstandene junge *Pelargonium*-Pflanze.

Wir haben also den sonderbaren Fall, daß schon in der F_1-Pflanze, im Bastard selbst, vegetativ eine Aufspaltung erfolgt, die Bastardpflanze selber erweist sich als zusammengesetzt aus grünen und aus weißen Mosaikstücken.

Diese vegetative Aufspaltung betrifft aber **nur die Blattfarbe,** wenn man nämlich eine weißblätterige Sippe und eine grünblätterige Sippe verwendet, die sich abgesehen von der Blattfarbe auch in anderen Merkmalen unterscheiden, etwa in der Blütenfarbe, dann mendeln die anderen Merkmale ganz regelrecht. Kreuzen wir eine weißblätterige rotblühende Rasse mit einer grünblätterigen weißblühenden Rasse, dann sind die Bastarde hinsichtlich der Blatt-

[1]) Der Name „Chimäre“ ist von H. Winkler (417) vorgeschlagen worden für Pflanzen, deren Vegetationspunkt zum Teil aus Zellen einer, zum Teil aus Zellen einer anderen Sippe besteht. (Vergl. Vorl. XIII.)

Digitized by Google

farbe mosaikartig zusammengesetzt, wie eben beschrieben, aber hinsichtlich der Blütenfarbe sind sie mendelnde Bastarde, sie haben blaßrote Blüten. Eine grün-weiße Sektorialchimäre, die aus einer solchen Bastardpflanze hervorgegangen ist, hat im weißen Teil sowohl wie im grünen blaßrote Blüten, und wenn man aus den Blüten des grünen Teiles durch Selbstbefruchtung Samen gewinnt, so bekommt man daraus eine F_2-Generation, die hinsichtlich der Blütenfarbe in rotblühende und weißblühende Pflanzen aufmendelt!

Fig. 42. Grün-weiße Sektorialchimäre, entstanden aus einem Mosaiksämling nach dem Typus von Fig. 40b. — Bei a ein ganz in dem weißen Sektor inseriertes rein weißes Blatt.

Es gibt ferner bei *Pelargonium* auch **mendelnde** Rassen, die sich durch die Blattfarbe unterscheiden, z. B. gibt es eine gelbblätterige (heterozygotisch aureafarbige) Rasse, die der früher (S. 118) beschriebenen *Antirrhinum*-Rasse völlig homolog ist. Homozygotisch gelbblätterige Pflanzen sind auch hier für sich allein nicht lebensfähig, und die aureafarbigen Bastarde zwischen einer gelben und einer grünen Rasse mendeln bei Selbstbefruchtung auf in $^1/_4$ homozygotische gelbe bald sterbende, $^2/_4$ heterozygotische aureafarbige und $^1/_4$ homozygotische grüne Pflanzen. Kreuzt man eine Aureapflanze mit einer grünen, so bekommt man ganz der Regel nach (vergl. S. 119) 50% grüne und 50% aureablätterige Pflanzen.

Man kann auch eine Kreuzung vornehmen zwischen der eben beschriebenen weißen, nicht mendelnden Sippe und einer Aureapflanze. Man bekommt dann 50% Pflanzen, die weiß-aurea Mosaikpflanzen, und 50% die weiß-grün Mosaikpflanzen sind. Daraus folgt, daß die weiße Sippe den mendelnden Grünfaktor enthält und daß dieser Faktor für Grün **mendelt**, ungestört durch die sonderbare Mosaikspaltung[1]).

[1]) Eigene unveröffentlichte Versuche.

Digitized by Google

Es ist nicht leicht, sich eine theoretische Vorstellung zu schaffen, die diesen sonderbaren Befunden gerecht wird, und die als Arbeitshypothese für weitere Forschung dienen kann. Ich habe eine solche Hypothese unter allem Vorbehalt aufgestellt, ob sie sich bewahrheiten wird, kann wohl in nächster Zukunft entschieden werden. Die Hypothese ist folgende:

Daß in den Chromatophoren normale grüne Farbe gebildet wird, hängt zunächst ab von dem Vorhandensein bestimmter mendelnder Erbeinheiten. (Vergl. S. 118.) Diese mendelnden Faktoren werden nach allem, was wir heute wissen, sehr wahrscheinlich durch den Zellkern übertragen.

Weiterhin aber hängt die Chromatophorenfärbung auch davon ab, daß die Chromatophoren selber eine bestimmte Beschaffenheit haben. Hat eine Pflanze irgendwie mißbildete Chromatophoren, dann komme keine Färbung zustande, auch wenn alle mendelnden Faktoren für grüne Farbe im Kern dieser Pflanze enthalten sind.

Fig. 43. Blatt einer grün-weißen Sektorialchimäre von *Pelargonium*, das genau auf der Grenze zwischen grün und weiß aufsaß.

Die Chromatophoren der höheren Pflanzen sind, das wissen wir bestimmt, ganz auffällig selbständige Organe, die nur durch Teilung aus ihresgleichen hervorgehen. Alle Chromatophoren einer Pflanze stammen ab von denen, die in der befruchteten Eizelle schon — wenn auch nur in Form von winzigen Gebilden — vorhanden waren. Machen wir nun einmal die Annahme, daß die Chromatophoren in der befruchteten Eizelle zum Teil vom Vater, zum Teil von der Mutter herrühren, dann stellt sich die eben besprochene Kreuzung zwischen der weißen und der grünen *Pelargonium*-Sippe folgendermaßen dar:

Die weiße Sippe habe, wie gesagt, mißbildete Chromatophoren, die keine Farbe ausbilden, obwohl alle mendelnden Faktoren für grüne Farbe im Zellkern dieser Sippe enthalten sind. Befruchtet man die weiße Sippe mit der grünen, dann bekommt man eine befruchtete Eizelle, welche jetzt weiße, von der Mutter übernommene und grüne vom Vater her übernommene Chromatophoren hat. Wenn diese Eizelle sich zum Embryo weiter entwickelt, d. h. sich zunächst lebhaft teilt, dann werden die beiderlei Chromatophoren sich ganz zufällig auf die Tochterzellen verteilen, und das hat eine eigentümliche Konsequenz. Trifft es sich hierbei, daß eine Zelle nur weiße Chromatophoren bekommt, dann werden alle Zellen, die durch weitere Teilung aus ihr hervorgehen, weiß sein. Ebenso wird eine Zelle, die nur grüne Chromatophoren abbekommen hat, weiterhin nur grüne Zellen aus sich ent-

Digitized by Google

stehen lassen. Zellen dagegen, die beiderlei Chromatophoren enthalten, werden bei weiterer Teilung aus sich immer wieder grüne und weiße und „gemischte" Zellen hervorgehen lassen. Wenn eine sehr große Anzahl von Teilungen hintereinander folgt, und das ist bei der Embryoentwickelung und dann weiterhin im Vegetationskegel der Fall, dann müssen die rein grünen und die rein weißen Zellen rasch relativ immer häufiger werden, die Zahl der gemischten Zellen dagegen relativ kleiner. Wir werden daher erwarten müssen, daß in den Vegetationskegeln nach einiger Zeit im allgemeinen nur noch weiße Zellen und grüne Zellen aber keine mit beiderlei Chromatophoren mehr enthalten sind. Mit anderen Worten, derartige Bastarde müssen früher oder später vegetativ aufspalten in grüne und weiße Zellenkomplexe. Diese vegetative Aufspaltung beruht also nach der Theorie nur auf der Verteilung der väterlichen und mütterlichen Chromatophoren auf die Zellen der Tochterpflanzen.

Der vorhin besprochene Kreuzungsversuch zwischen der weißen Pelargoniumsippe und der Aureasippe ist auf Grund dieser theoretischen Vorstellung wohl ohne weitere Ausführungen verständlich. Die weiße Pflanze ist nach der Theorie weiß, weil sie mißbildete Chromatophoren hat, während ihr Kern alle Faktoren für grüne Farbe enthält. Die Aureapflanze hat dagegen zwar normale Chromatophoren, aber ihr fehlt im Kern eine wesentliche Erbeinheit für grüne Farbe. Von den F_1-Pflanzen sind nach der Theorie 50% homozygotisch grün und 50% aureafarbig und beiderlei Kategorien haben normale und mißbildete Chromatophoren, beide Kategorien müssen demnach vegetativ aufspalten, die erstere Kategorie muß bestehen aus grün-weißen Mosaikpflanzen, die letztere Kategorie aus aurea-weißen. Mit diesen theoretischen Erwartungen stimmen die oben mitgeteilten Versuchsergebnisse völlig überein.

Neue Untersuchungen müssen zeigen, ob diese Theorie beibehalten werden kann, und ob vor allem ihre Voraussetzung, daß mit dem männlichen Sexualkern auch Chromatophoren des Vaters in das Ei übertragen werden, richtig ist. Heute ist das noch eine ganz unentschiedene Frage.

Andere sichere Fälle, wo Unterschiede zwischen Rassen nicht mendeln, sondern nach anderen Gesetzmäßigkeiten vererbt werden, sind bisher nicht bekannt. Es gibt freilich eine Menge Beobachtungen über Vererbung, die noch nicht völlig analysiert sind, wo man nicht sagen kann, daß und wie im einzelnen die Spaltungsgesetze für sie gelten,

Digitized by Google

aber noch viel weniger kann man von allen diesen Fällen sagen, daß sie sich den Spaltungsgesetzen **nicht** fügten.

Ich habe jetzt schon öfter betont, daß man mit einem solchen Schluß gar nicht vorsichtig genug sein kann, vor allem nicht, wenn es sich um Versuche handelt, die in kleinem Maßstabe, mit geringer Individuenzahl durchgeführt worden sind.

Um das zu zeigen, will ich hier kurz noch einige Beispiele besprechen. Man findet sehr oft, besonders in der etwas älteren Literatur, die Angabe, daß viele Bastarde in Hinsicht auf gewisse Merkmale eine intermediäre oder dem einen Elter mehr oder weniger genäherte Stellung einnehmen und nicht spalten, sondern daß sie eine F_2-Generation hervorbringen, die völlig mit F_1 übereinstimme. Fälle, wo die Sache so zu liegen scheint, wird jeder finden, der mit irgend einem Objekt in größerem Umfange Vererbungsversuche beginnt. Wenn man gewisse Löwenmaulrassen kreuzt, von denen die eine ganz niedrigen, die andere ganz hohen Wuchs hat, ist F_1 vielfach intermediär mit Annäherung an den hohen Elter[1]). Und wenn man dann F_2 in beschränkter Individuenzahl (10—20 Pflanzen etwa) zieht, dann werden alle diese Pflanzen in der großen Mehrzahl der Fälle wieder einen Wuchs ungefähr wie die F_1-Pflanzen haben. Man braucht aber nur eine F_2-Generation von zahlreichen (einigen hunderten) Individuen zu ziehen, dann sieht man leicht, daß doch eine ganz typische Spaltung vorliegt, allerdings eine Spaltung mit zahlreichen, etwa 6 Erbeinheiten, und daß zwar die große Mehrzahl der F_2-Pflanzen wieder — als mehr oder weniger komplizierte Heterozygoten! — ungefähr den Habitus der F_1-Pflanzen haben, daß aber trotzdem hier auch die Elternformen wieder heraus mendeln. Wenn man also F_2 nicht in genügender Individuenzahl beobachtet hat, dann sagt eine Übereinstimmung von F_2 mit F_1 **nicht**, daß keine Spaltung erfolgt. Wie sehr eine derartige Folgerung aus zu kleinen F_2-Generationen zu ganz falschen Schlüssen führt, werden wir auch später, bei der Besprechung der „Spezies"-Bastarde, noch erfahren.

Nun sind aber, abgesehen von diesen nur ungenügend untersuchten Fällen, in den letzten Jahren auch von geschulten Beobachtern, welche diese Fehlerquelle selbstverständlich kennen, z. B. von dem amerikanischen Zoologen CASTLE (62) Beispiele beschrieben worden, wo einzelne Merkmale bei Rassenkreuzungen nicht mendeln. So soll dies der Fall sein für die Ohrlänge der Kaninchen. CASTLE kreuzte

[1]) Der Unterschied zwischen einer hohen und einer niedrigen Rasse kann in einem Falle auf einer, in einem anderen Falle auf mehreren Erbeinheiten beruhen, ohne daß man das äußerlich den Individuen ansehen kann (vergl. S. 115).

Digitized by Google

eine extrem langohrige Rasse von Widderkaninchen (Ohrlänge im Durchschnitt 220 mm) (Fig. 44b) mit einer gewöhnlichen kurzohrigen

Fig. 44. a kurzohriges Himalayakaninchen ♂; b sehr langohriges Widderkaninchen ♀; c Bastard zwischen a und b. (Nach CASTLE.)

Kaninchen-Rasse (Fig. 44a) (Ohrlänge im Durchschnitt 110 mm). Die Bastarde hatten eine ungefähr intermediäre Ohrlänge, etwa 160 mm.

Digitized by Google

(Fig. 44c.) Eine Anzahl Bastardmännchen und Bastardweibchen wurden untereinander gepaart, und die so erzielte F_2-Generation war ziemlich einheitlich, hatte im Durchschnitt genau die gleiche Ohrlänge wie die F_1-Generation. (Fig. 45.) Rückkreuzungen der F_1-Bastarde mit den Eltern hatten ein entsprechendes Resultat, z. B. die Rückkreuzung zwischen dem Bastard und der langohrigen Rasse gab eine ziemlich einheitliche Generation, deren Ohrlänge jetzt ungefähr intermediär zwischen der Ohrlänge des primären Bastardes und derjenigen der langohrigen Rasse war.

Das sieht allerdings sehr nach einem Nichtspalten aus und wird auch von CASTLE selbst so gedeutet. Aber trotzdem liegt auch hier vielleicht, man kann sogar sagen wahrscheinlich, eine Mendelspaltung

Fig. 45. Kaninchen aus F_2 der in Fig. 44 abgebildeten Kreuzung.

vor, darauf haben besonders A. LANG (216) und E. M. EAST (126) nachdrücklich hingewiesen. Um die Sachlage verstehen zu können, müssen wir noch einmal zurückgreifen auf die in Vorlesung VII Seite 107 besprochenen wichtigen Untersuchungen von NILSSON-EHLE über die Vererbung der Kornfarbe bei Weizen.

Wir hatten dort gehört, daß es beim Weizen mindestens drei verschiedene, unabhängig mendelnde Erbeinheiten für rote Kornfarbe gibt, deren jede für sich allein schon genügt, um eine Rotfärbung hervorzurufen. Diese drei Erbeinheiten hatten wir **R**, **S** und **T** genannt. Durch das Zusammenwirken dieser drei Faktoren wird eine Anzahl verschieden dunkel roter Farbentöne bedingt, die wir einmal der Einfachheit halber weiterhin mit Zahlen rot I, rot II usw. bis rot VI bezeichnen wollen. Eine Pflanze, die alle drei Erbeinheiten enthält, ein **RRSSTT**-Individuum ist dunkelrot, habe die Färbungsintensität rot VI; Pflanzen mit nur 2 davon, die **RRSStt**- oder **RRssTT**- oder **rrSSTT**-Individuen — sind etwas heller rot, haben die Intensität rot IV, und Pflanzen mit nur einer von diesen Erbeinheiten — alle **RRsstt**- oder **rrSStt**- oder **rrssTT**-Individuen — sind ganz hellrot, haben die Intensität rot II.

Digitized by Google

Die Intensität der Farbe ist nun aber auch verschieden, je nachdem, ob eine Pflanze einen Faktor homo- oder heterozygotisch enthält.

Hat eine Pflanze z. B. von der Formel **RRsstt** die Färbungsintensität rot II, so ist die heterozygotische Pflanze **Rrsstt** wesentlich blasser, hat nur die Intensität rot I, ebenso hat ganz entsprechend eine

Mögliche Kombinationen der Sexualzellen, d. h. zu erwartende verschiedene F_2-Kategorien:	Färbungsintensität, welche diese verschiedenen Kategorien aufweisen werden:	Mögliche Kombinationen der Sexualzellen, d. h. zu erwartende verschiedene F_2-Kategorien:	Färbungsintensität, welche diese verschiedenen Kategorien aufweisen werden:
RR SS TT	rot VI	rR SS TT	rot V
RR SS Tt	„ V	rR SS Tt	„ IV
RR SS tT	„ V	rR SS tT	„ IV
RR SS tt	„ IV	rR SS tt	„ III
RR Ss TT	„ V	rR Ss TT	„ IV
RR Ss Tt	„ IV	rR Ss Tt	„ III
RR Ss tT	„ IV	rR Ss tT	„ III
RR Ss tt	„ III	rR Ss tt	„ II
RR sS TT	„ V	rR sS TT	„ IV
RR sS Tt	„ IV	rR sS Tt	„ III
RR sS tT	„ IV	rR sS tT	„ III
RR sS tt	„ III	rR sS tt	„ II
RR ss TT	„ IV	rR ss TT	„ III
RR ss Tt	„ III	rR ss Tt	„ II
RR ss tT	„ III	rR ss tT	„ II
RR ss tt	„ II	rR ss tt	„ I
Rr SS TT	„ V	rr SS TT	„ IV
Rr SS Tt	„ IV	rr SS Tt	„ III
Rr SS tT	„ IV	rr SS tT	„ III
Rr SS tt	„ III	rr SS tt	„ II
Rr Ss TT	„ IV	rr Ss TT	„ III
Rr Ss Tt	„ III	rr Ss Tt	„ II
Rr Ss tT	„ III	rr Ss tT	„ II
Rr Ss tt	„ II	rr Ss tt	„ I
Rr sS TT	„ IV	rr sS TT	„ III
Rr sS Tt	„ III	rr sS Tt	„ II
Rr sS tT	„ III	rr sS tT	„ II
Rr sS tt	„ II	rr sS tt	„ I
Rr ss TT	„ III	rr ss TT	„ II
Rr ss Tt	„ II	rr ss Tt	„ I
Rr ss tT	„ II	rr ss tT	„ I
Rr ss tt	„ I	rr ss tt	„ 0 = weiß

Digitized by Google

Pflanze von der Formel **RrSsTt** nicht die Färbungsintensität rot VI, wie die in allen Faktoren homozygotische Pflanze, sondern auch hier ist die Insität viel geringer, beträgt ungefähr rot III. Eine Pflanze von der Formel **RRSSTt** hat entsprechend die Färbungsintensität rot V, während **RRSSTT** die Intensität rot VI hat usw.

Was geschieht nun, wenn wir eine Pflanze **RRSSTT**, d. h. eine ganz dunkle mit der Färbungsintensität rot VI, kreuzen mit einer weißen **rrsstt** mit der Färbungsintensität rot 0? F_1 ist dann **RrSsTt** und hat die Färbungsintensität rot III, also ein mittleres rot, und F_2 besteht aus 64 Kategorien, da ein Bastard von der Formel **RrSsTt** ja 8 verschiedene Sexualzellen produziert: **RST**, **RSt**, **RsT**, **Rst**, **rST**, **rSt**, **rsT**, **rst**, zwischen denen vorstehende 64 Kombinationen möglich sind. (S. 172.)

Wir werden demnach erwarten müssen, daß in F_2 neben ganz seltenen Individuen, welche genau die Färbung der Elternrassen zeigen, eine lange Reihe von verschieden gefärbten Zwischenstufen auftreten müssen, nämlich mehr oder weniger dunkel rot gefärbte Individuen mit den Färbungsintensitäten rot I bis rot V.

Wenn wir die Tabelle daraufhin ansehen, wie häufig theoretisch schon die einzelnen Färbungsintensitäten in F_2 vertreten sein müssen, so ergibt eine Auszählung folgendes:

Von den 64 möglichen Kombinationen ergeben:

1	Kombination	Pflanzen	mit	der	Farbe	rot	VI	(wie die eine P_1-Pflanze)
6	Kombinationen	„	„	„	„	„	V	
15	„	„	„	„	„	„	IV	
20	„	„	„	„	„	„	III	
15	„	„	„	„	„	„	II	
6	„	„	„	„	„	„	I	
1	Kombination	„	„	„	„	„	0	(weiß, wie die andere P_1-Pflanze).

Es ist danach zu erwarten, daß F_2 einer solchen Kreuzung besteht aus sehr zahlreichen Individuen, welche eine mittlere Intensität der roten Färbung zeigen, und aus sehr wenigen, welche ganz extrem dunkel und ebenso ganz wenigen, welche ganz extrem hell sind. Ferner zeigt ein Blick auf die Zahlenreihe 1, 6, 15, 20, 15, 6, 1, welche die Häufigkeit der einzelnen Intensitäten angibt, daß diese Zahlenreihe ja der **Zufallskurve** entspricht.

Also wenn, so wie in unserem Beispiel, die Kornfarbe von einer Anzahl Faktoren beeinflußt wird, die unabhängig mendeln, und auch unabhängig voneinander sich äußern, die sich aber in ihrer Wirkung summieren, dann wird eine in mehreren von diesen Faktoren hetero-

Digitized by Google

zygotische Pflanze aufmendeln in eine Anzahl Farbenkategorien von abgestufter Intensität, und zwar werden Individuen von mittlerer Intensität in sehr großer Häufigkeit vorkommen und Individuen von extremer Intensität seltener, und zwar der Zufallskurve entsprechend immer seltener, je extremer sie sind.

Betrachten wir im Lichte dieser Versuche die vorhin genannten Versuche von CASTLE über die Vererbung der Ohrlänge bei Kaninchen!

Wir wollen annehmen, daß die Ohrlänge beeinflußt werde durch mehrere, etwa 3 unabhängig mendelnde Faktoren, die sich in ihrer Wirkung genau so summieren wie die 3 Faktoren für rote Kornfarbe in den Versuchen von NILSSON-EHLE. Die 3 Faktoren sollen **A**, **B**, **C** heißen. Ein Kaninchen mit **aabbcc** in der Formel sei ein gewöhnliches kurzohriges Tier mit 100 mm Ohrlänge. Jeder der 3 Faktoren mache heterozygotisch die Ohren um 40 mm länger. Ein Kaninchen mit der Formel **Aabbcc** habe also 120 mm Ohrlänge, ein mit **AAbbcc** 140 mm Ohrlänge usw. und ein in allen 3 Faktoren homozygotisches Kaninchen von der Formel **AABBCC** habe die Ohrlänge 220 mm. Kreuzt man ein Tier von der Formel **AABBCC** (220 mm Ohrlänge) mit einem anderen von der Formel **aabbcc** (100 mm Ohrlänge), so bekommt man in F_1 Tiere mit der Formel **AaBbCc** und 160 mm Ohrlänge. Kreuzt man diese F_1-Tiere untereinander, so ergibt sich eine F_2-Generation, die aus 64 Kategorien besteht, und von diesen 64 Kategorien werden haben:

1	die	Ohrlänge	220	mm
6	„	„	200	„
15	„	„	180	„
20	„	„	160	„
15	„	„	140	„
6	„	„	120	„
1	„	„	100	„

Von 64 F_2-Tieren werden demnach 50 eine Ohrlänge von 140—180 mm, d. h. wieder eine ganz ähnliche intermediäre Ohrlänge haben, wie die F_1-Bastarde. Wenn man nicht mit sehr großen Individuenzahlen arbeitet, dann wird man in F_2 immer nur solche intermediären Ohrlängen finden und den — unberechtigten — Schluß ziehen, daß hier F_2 genau mit F_1 übereinstimme, daß keine Spaltung erfolge.

Daß die von CASTLE benützten beiden Kaninchenrassen sich nur in drei unabhängig mendelnden Faktoren der Ohrlänge unterscheiden, ist wenig wahrscheinlich, es ist viel eher anzunehmen, daß noch mehr Faktoren der Ohrlänge mitgesprochen haben. Ist dies aber der Fall, dann ist die Aussicht minimal, in F_2 auch nur eine Andeutung von Spaltung zu finden, außer wenn man mit sehr großen Individuenzahlen

Digitized by Google

(tausenden) operieren kann, die aber bei Versuchen mit Kaninchen kaum zu erhalten sind.

Also auch von der Ohrlänge der Kaninchen kann man nicht sagen, daß sie nicht mendelt.

Schon eher kann man von manchen Beobachtungen bei „Spezies"-Kreuzungen, z. B. in der Gattung *Oenothera* sagen, daß sie vorläufig nicht mit den Spaltungsgesetzen zu harmonieren scheinen. Wir werden später in Vorl. XI und XII noch einiges hierüber besprechen müssen. Was für andere Gesetze freilich diese Art von Vererbung beherrschen, das wissen wir nicht.

Wir haben vorhin bei der Besprechung der Erblichkeitsverhältnisse der weißen, schon in der F_1-Pflanze vegetativ spaltenden Pelargonien die Frage angeschnitten, ob wir wohl im Zellkern ganz oder vorwiegend den Sitz der mendelnden Merkmale zu sehen hätten, d. h. ob im wesentlichen der Kern der Träger der Erblichkeit sei. Es ist vor allem eine zytologische Beobachtung, die uns mehr und mehr zu dieser Vermutung gebracht hat, nämlich die große Rolle, welche ganz sicher der Kern bei den Befruchtungsprozessen spielt. Wir sehen, daß die Spermazelle genau in gleicher Weise die Erblichkeit übermittelt wie die Eizelle, obwohl sie fast ausschließlich nur aus dem Zellkern besteht, oft an Masse nur einen winzigen Bruchteil der Masse des Eies darstellt.

Man hat von dem Gedanken ausgehend, daß der Kern die Erbsubstanz sei, auch experimentiert, besonders BOVERI (39—41) hat eine Reihe wichtiger Versuche angestellt, er hat z. B. versucht, künstlich kernlos gemachte Seeigeleier *(Sphaerechinus granularis)* mit Sperma einer anderen Spezies *Echinus microtuberculatus* zu befruchten und so Bastardlarven erhalten, die ausschließlich väterliche Eigenschaften aufwiesen. Absolut einwandsfrei sind diese geistvollen Versuche bisher indes nicht durchzuführen gewesen, und auch sonst war es bisher nicht möglich, durch Experimente diese Frage zu entscheiden. Umsomehr wird hierüber diskutiert und übrigens erfreulicherweise auch weiter experimentiert.

Die Ergebnisse der neuen Bastardierungslehre lassen nun aber auch selber schon einige Schlußfolgerungen auf die Lokalisation der Vererbungssubstanz zu. Freilich muß man hier sehr vorsichtig mit seinen Schlüssen sein.

Nach der „Presence-Absence"-Theorie, mit der wir heute fast alle arbeiten, liegt den äußerlich sichtbaren Merkmalen eines Organismuses eine mehr oder weniger große Zahl von Erbeinheiten zugrunde.

Digitized by Google

Ein Individuum kann eine solche Erbeinheit haben, oder es kann sie nicht haben, immer nur auf dem Fehlen oder Vorhandensein bestimmter Erbeinheiten, oder ganzer Gruppen von Erbeinheiten beruht die große Mehrzahl aller Rassenunterschiede und vielleicht auch der Artunterschiede.

Jede derartige Erbeinheit kann in einem Individuum nach der Theorie einmal oder doppelt vorhanden sein. Alle Individuen, welche eine Erbeinheit zweimal enthalten, übertragen sie auch auf ihre sämtlichen Keimzellen, aber alle Individuen, welche eine Erbeinheit nur einmal enthalten, übertragen sie nur auf die eine Hälfte der Keimzellen d. h. 50% der männlichen sowohl wie der weiblichen Keimzellen eines solchen Individuums bekommen diese Erbeinheiten nicht.

Zwischen dieser theoretischen Vorstellung und dem, was man über das Verhalten der Zellkerne weiß, besteht nun ein auffälliger Parallelismus.

Die Sexualzellen enthalten in ihren Kernen eine bestimmte Chromosomenzahl, sagen wir etwa x-Chromosomen, die man als haplode Chromosomenzahl bezeichnet. Eine Lilie (*Lilium*) z. B. hat 12, eine *Zostera* 6 Chromosomen in ihren Keimzellen. Das durch die Vereinigung zweier Sexualzellen entstandene Individuum hat in seinen sämtlichen Kernen die doppelte, diplode Chromosomenzahl 2x. *Lilium* hat 24, *Zostera* 12 Chromosomen in den vegetativen Zellen. Bei der gewöhnlichen Zellteilung halbieren sich zunächst alle Chromosomen, es entstehen auf diese Weise 4x Chromosomen und die eine Hälfte davon bekommt die eine Tochterzelle, die andere Hälfte die andere Tochterzelle. Es entstehen also auf diese Weise immer wieder Kerne mit der diploden Chromosomenzahl 2x. Bei einer Teilung aber, die der Bildung der Sexualzellen vorausgeht, bei der Reduktionsteilung findet keine Teilung der vorhandenen 2x Chromosomen statt, sondern von den vorhandenen 2x Chromosomen kommt eine Hälfte x in die eine und die andere Hälfte x in die andere Tochterzelle und es entstehen so wieder Zellen mit der haploden Chromosomenzahl in ihren Kernen.

Es spricht ferner viel dafür, daß die einzelnen Chromosomen in einer Zelle ungleiche Funktion haben. Jede Keimzelle hat einen „kompleten Satz“ von diesen Chromosomen und eine jede diplode Zelle enthält diesen Satz zweimal, einmal vom Vater her und einmal von der Mutter.

Bei der Reduktionsteilung bekommen die Tochterzellen keinen doppelten Satz von Chromosomen mit, also nicht den ganzen väterlichen und den ganzen mütterlichen Satz, sondern nur einen einfachen Satz und zwar verteilen sich dabei die väterlichen und die mütterlichen Chromosomen ganz zufällig auf die Tochterzellen.

Digitized by Google

Dieser Prozeß könnte ganz wohl die Grundlage der Spaltungserscheinung der Bastarde sein. Wenn man sich rein theoretisch irgend eine Vorstellung machen wollte von den zytologischen Grundlagen der Spaltungsgesetze, so müßte man immer einen ähnlichen Prozeß ausdenken, wie wir ihn an den Chromosomen der Kerne bei der Reduktionsteilung tatsächlich beobachten; ein Prozeß, welcher der Reduktionsteilung entspricht, wird in jeder Theorie über die stofflichen Grundlagen der Spaltungsgesetze immer angenommen werden müssen. Daß wir bei der zytologischen Untersuchung in dem Zellkern und speziell in den Chromosomen nun gerade Gebilde finden, die in ihrem ganzen Verhalten dieser theoretischen Postulation entsprechen, das macht es sehr wahrscheinlich, daß wir in diesen Organen die Vererbungsträger — oder sagen wir vorsichtiger, die Träger der **mendelnden** Unterschiede — vor uns haben.

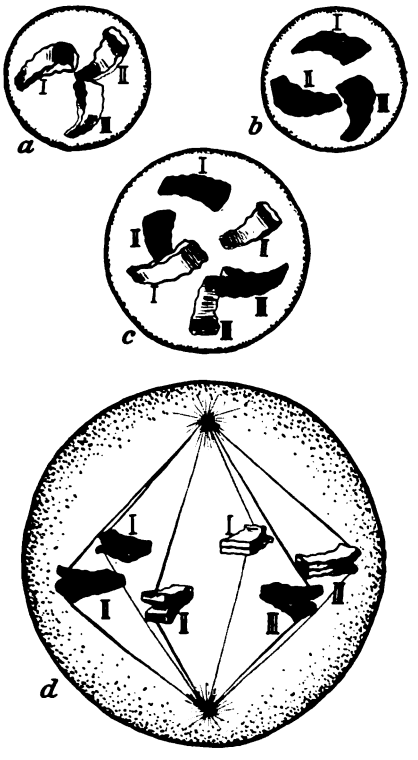


Fig. 46.

Wir können uns vorstellen, daß das, was wir „Erbeinheit" heißen, lokalisiert sei in einem bestimmten Chromosom, und wir wollen einmal einen Kreuzungsversuch in dieser Hypothese durchdenken. Es gibt Organismen mit nur 3 Chromosomen in ihren Keimzellen, so soll dies bei der als Zierpflanze bekannten *Canna indica* der Fall sein. Wir kreuzen eine weiß blühende (**a**) hochwüchsige (**B**) dunkelgrünblätterige (**C**) *Canna*-Rasse **aaBBCC** mit einer rotblühenden (**A**) niedrigen (**b**) hellgrünblätterigen (**c**) Rasse **AAbbcc**. Wir wollen ferner die drei Chromosomen der Sexualzellen, die einen kompletten Satz bilden, bezeichnen mit I, II und III und ferner wollen wir annehmen, daß etwa die Erbeinheit **A** bezw. **a** lokalisiert sei in dem Chromosom I, die Erbeinheit **B** bezw. **b** in dem Chromosom II und die Erbeinheit **C** bezw. **c** in dem Chromosom III.

Eine Keimzelle der einen (**AAbbcc**) *Canna*-Rasse wollen wir schematisch darstellen wie in Fig. 46a und eine Keimzelle der anderen (**aaBBCC**) Rasse wie in Fig. 46b.

Digitized by Google

Fig. 47.

Digitized by Google

Eine diplode Zelle des Bastardes zwischen den beiden *Canna*-Rassen kann dann schematisch dargestellt werden wie in Fig. 46c. Fig. 46d stellt ferner eine gewöhnliche Kernteilung in diesem Bastard dar, durch welche immer wieder Zellen wie die in Fig. 46c abgebildete entstehen, die also die beiden kompletten Chromosomensätze enthalten. Fig. 47 soll die Reduktionsteilung darstellen, und zwar sind gleich alle 4 verschiedenen Modi angegeben, die gleich gut möglich sind, und bei denen immer jede Tochterzelle zwar einen kompletten aus je einem Chromosom I, einem II und einem III bestehenden Satz enthält, wobei aber dieser Satz teils aus „väterlichen" teils aus „mütterlichen" Chromosomen besteht.

Wenn wir annehmen, daß jedes

väterliche	Chromosom	I	den	Faktor	**A**
mütterliche	„	I	„	„	**a**
väterliche	„	II	„	„	**b**
mütterliche	„	II	„	„	**B**
väterliche	„	III	„	„	**c**
mütterliche	„	III	„	„	**C**

übermittelt, dann müssen, wie ein Blick auf Fig. 47 zeigt, schon durch diese Chromosomenverteilung gerade die 8 Kategorien von Sexualzellen entstehen, die der Theorie nach ein Bastard von der Formel **AaBbCc** bildet.

Wir können uns daher ganz gut vorstellen, daß die eigentliche Spaltung und Durcheinandermengung der Merkmale, die bei der Gametenbildung eines Bastardes nach der Theorie erfolgen muß, einfach durch diese Verteilung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen bewirkt wird. Ja die Analogie zwischen dem, was wir auf Grund der Kreuzungsversuche theoretisch annehmen müssen, und dem, was wir bei der zytologischen Untersuchung der Kernteilung und speziell der Reduktionsteilung beobachten, ist so auffällig, daß wir wohl vorläufig mit der Hypothese arbeiten können, daß diese Analogie keine zufällige sei, sondern daß wirklich die Bastardspaltung auf der Verteilung der väterlichen und der mütterlichen Chromosomen bei der Reduktionsteilung beruhe. Wir müssen uns fragen, gibt es Tatsachen, die vielleicht nicht mit dieser Theorie stimmen? Solche Tatsachen kennen wir noch nicht, aber es gibt einen Weg, auf dem man nach ihnen suchen und so die Theorie prüfen könnte. Die Zahl der Chromosomen ist meistens nicht sehr groß — etwa 12—15 in der haploden Generation ist wohl die am häufigsten vorkommende Chromosomenzahl — und es ist nun die Frage, gibt es nicht auch Spaltungen, wo wir in F_2 **mehr** Erbeinheiten ganz unabhängig mendeln sehen, als Chromosomen in der betreffenden Spezies vorkommen? Wenn wir zwei

Digitized by Google

Canna-Rassen kreuzen, die sich in 5 Erbeinheiten unterscheiden, und dann finden, daß alle 5 Erbeinheiten unabhängig mendeln, daß 32 verschiedene Gameten gebildet werden, dann können wir sicher sagen, daß die Mendelspaltung auf etwas anderem beruhen muß, als auf der Chromosomenverteilung.

Ein solcher Fall ist aber noch nicht bekannt, mit Arten, die wie *Canna* nur wenige Chromosomen haben, sind noch keine Kreuzungsversuche gemacht und die Arten, mit denen viel experimentiert ist, haben sehr viel mehr Chromosomen, z. B. hat *Antirrhinum* etwa 12—15, eine Spaltung, in der mehr als 15 Erbeinheiten selbständig gemendelt haben, ist hier aber bisher noch nicht genau analysiert.

Wir kennen also noch keine Beobachtung, die dagegen spricht, daß einfach die Verteilung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen bei der Reduktionsteilung das zytologische Äquivalent der Mendelspaltung sei. Es sind zwar für manche Spezies, z. B. für die Erbse und für *Antirrhinum majus*, mehr selbständig mendelnde Unterschiede bekannt, als die betreffenden Arten Chromosomen enthalten, aber es ist noch nicht gezeigt daß alle **gleichzeitig** unabhängig mendeln, und nur durch eine derartige Beobachtung würde ja die Theorie umgestoßen, darauf hat besonders SPILLMAN (338) eingehend hingewiesen. Vorläufig können wir mit dieser Theorie noch weiter arbeiten und ihre Prüfung durch Kreuzungsversuche mit wenigchromosomigen Spezies wäre eine dankbare Aufgabe.

Allzuweit wollen wir uns aber auf solche theoretische Fragen nicht einlassen. Gewonnen wird durch derlei Spekulationen ja nicht sehr viel. Wer sich mehr in die zytologischen Einzelheiten einarbeiten will, sei auf die Arbeiten von BOVERI (39—43), FICK (134), HAECKER (159), MORGAN (254), STRASBURGER (350—352, 355) verwiesen.

Etwas eingehender seien hier nur noch einige zytologische Beobachtungen besprochen, die ein gewisses Interesse für die Frage der Geschlechtsvererbung bieten.

In dem eben an der Hand einiger schematischer Figuren besprochenen Beispiel hatten wir gleichviel väterliche und gleichviel mütterliche Chromosomen. Das ist wohl auch gewöhnlich die Regel, d. h. meistens haben die männlichen und die weiblichen Sexualzellen genau die gleiche Chromosomenzahl. Es gibt aber doch eine ganze Anzahl von Organismen, bei denen das nicht der Fall ist. Schon vor etwa 20 Jahren ist von HENKING (172) für die Feuerwanze (*Pyrrhocoris*) festgestellt worden, daß bei ihr zweierlei männliche Sexualzellen vorkommen, die eine Art hat 1 Chromosom mehr als die andere. Seither sind diese Verhältnisse für zahlreiche Insekten genau untersucht worden von E. B. WILSON (416), N. M. STEVENS (349), BOVERI (43) u. a. Bei einer von WILSON unter-

Digitized by Google

suchten Wanze *Lygaeus turcicus* beträgt z. B. die haplode Chromosomenzahl 7, die diplode 14. Die einzelnen Chromosomen sind ungleich groß. In den diploden Zellen — d. h. in den vegetativen Körperzellen — der Weibchen lassen sich deutlich 7 Chromosomenpaare unterscheiden, jeder Größentypus ist zweimal vorhanden. In den Körperzellen der Männchen dagegen kommen zwar auch 7 Chromosomenpaare vor, aber nur 6 davon sind komplett, das 7. Paar besteht aus einem Chromosom, das die normale Größe hat, und aus einem zweiten, das sehr viel kleiner ist.

Bei der Bildung der Sexualzellen, bei der Reduktionsteilung, geschieht nun folgendes: In den Weibchen enthalten alle Körperzellen zwei komplette Sätze von Chromosomen und ganz entsprechend bekommen auch sämtliche Eizellen einen kompletten Satz. In den Männchen dagegen enthalten die Körperzellen nur einen ganz kompletten Chromosomensatz, bei dem anderen ist ein Chromosom ganz klein. Die Folge ist, daß bei der Reduktionsteilung die eine Hälfte der Spermatozoen einen kompletten Satz Chromosomen bekommt, die andere Hälfte aber nur einen Satz mit dem kleinen Chromosom.

Wir haben also bei dieser Wanze **zytologisch** einerlei Eizellen aber zweierlei Spermatozoen.

Bei der Befruchtung müssen deshalb auch **zytologisch** zweierlei Arten von Individuen entstehen, nämlich:

1. „komplette" Eizelle × „komplettes" Spermatozoid
2. „komplette" Eizelle × Spermatozoid mit dem kleinen Chromosom.

Die 1. Kombination gibt Tiere, welche zwei komplette Chromosomensätze enthalten und das sind nun immer Weibchen, die 2. Kombination gibt Tiere, welche in ihren Körperzellen einen kompletten und einen inkompletten Chromosomensatz enthalten, und das sind nun immer Männchen.

Ähnliche Fälle sind für zahlreiche andere Insekten festgestellt worden, es kommt auch vor, daß in den Männchen das eine, bei *Lygaeus* sehr kleine, Chromosom völlig fehlt.

Bei diesen Tieren, zu denen die vorher schon erwähnte Feuerwanze gehört, haben:

alle Eizellen	x	Chromosomen
50% Spermatozoen	x	„
50% Spermatozoen	x—1	„
alle Körperzellen der Weibchen	2x	„
alle Körperzellen der Männchen	2x—1	„

Man kann also sagen, daß bei der Feuerwanze ganz sicher immer die Tiere, welche ein ganz bestimmtes Chromosom doppelt (quasi

Digitized by Google

homozygotisch) enthalten, Weibchen sind und die, welche es nur einmal (quasi heterozygotisch) enthalten, Männchen. Das spricht sehr zugunsten der Ansicht, daß ein ganz bestimmtes Chromosom Träger eines geschlechtsbestimmenden Faktors ist.

Auch über diese mehr zytologischen Fragen der Geschlechtsvererbung wird zurzeit ungemein eifrig gearbeitet. Es ist zu hoffen, daß auch auf diesem Spezialgebiete zytologische Untersuchungen bald zu Schlußfolgerungen führen, die dann auch experimentell geprüft werden können.

Vorlesung XI

Kategorien der „Variation". — Die Mutationen.

Die in der letzten Vorlesung besprochenen wenigen Fälle, die eine andere Gesetzmäßigkeit zeigen, nicht den Spaltungsgesetzen folgen, sind die einzigen sicheren dieser Art, die man bei Kreuzungen innerhalb einer Spezies kennt. Es scheint, daß von den zahlreichen kleinsten Unterschieden zwischen den Untergruppen einer Spezies, den Rassen, den Varietäten usw. fast alle nach den Spaltungsgesetzen sich vererben. Vererbung irgend eines Unterschiedes nach einem anderen Modus ist wohl immer nur eine seltene Ausnahme. Diese Feststellung ist von der größten Wichtigkeit für ein richtiges Verständnis aller der Erscheinungen, die man mit dem Terminus „Variabilität" zu bezeichnen pflegt.

Mit einer kritischen Analyse dieses ziemlich verschwommenen Begriffes wollen wir uns heute beschäftigen. Wir müssen da wieder etwas zurückgreifen auf Dinge, die wir in der ersten Vorlesung bebesprochen haben.

Seit den Untersuchungen von JOHANNSEN (189) an Bohnen und Gerste, die ja dann auch von anderen Forschern mit verschiedenen tierischen und pflanzlichen Objekten wiederholt worden sind, wissen wir, daß eine „Spezies" ganz ungemein kompliziert zusammengesetzt ist. Die Feststellung, daß eine Spezies nichts Einheitliches ist, war freilich nicht neu, man hat immer schon Rassen, Varietäten, Unterarten, petites espèces usw. unterschieden, aber JOHANNSENS klassische Versuche an Bohnen haben gezeigt, daß auch eine scheinbar ganz einheitliche Rasse, etwa die Rasse Prinzeß-Bohne der Spezies *Phaseolus vulgaris*, noch lange nicht einheitlich ist, sondern besteht aus einer großen Anzahl

Digitized by Google

von kleinsten endgültigen systematischen Einheiten, den „reinen Linien", die, von Modifikationen abgesehen, ganz konstant und einheitlich sind.

Die Bohnenpflanze und die Gerste und alle die anderen Pflanzen, an denen die enorme Zersplitterung der Arten leicht demonstriert werden kann, sind nun alle in der Natur stets Selbstbefruchter, sie sind autogam. Eine Vermischung, eine Kreuzung der kleinsten Einheiten, der reinen Linien findet nie oder nur ganz ausnahmsweise einmal statt. Diese Einheiten bestehen deshalb dauernd reinlich getrennt nebeneinander.

Man kann aber leicht solche reinen Linien künstlich kreuzen und bekommt dann Bastarde, welche in der nächsten Generation aufmendeln. Dabei zeigt sich, daß die Unterschiede zwischen den kleinsten systematischen Einheiten durchaus nicht immer nur auf einem mendelnden Faktor beruhen, sondern oft auf mehreren. Die Folge ist, daß in einem solchen Falle aus F_2 auch neue konstante Kombinationen dieser Faktoren, mit anderen Worten, neue reine Linien herausmendeln. Wie liegt die Sache nun bei Organismen, welche sich nicht autogam, d. h. nicht durch Selbstbefruchtung, sondern durch stetige Fremdbefruchtung, allogam, fortpflanzen? Im Grunde genommen genau wie bei den autogamen Pflanzen, wir haben auch hier, wie die Versuche der letzten Jahre gezeigt haben, eine sehr große Zahl kleinster systematischer Einheiten, aber für gewöhnlich sind diese reinen Linien, wenn ich so sagen darf, nicht rein, sondern sie sind in der kompliziertesten Weise durcheinandergekreuzt. Man kann aber durch konsequente Selbstbefruchtung auch bei diesen allogamen Pflanzen ohne allzugroße Mühe reine Linien isolieren, die sich dann genau so verhalten, genau so konstant sind, wie die reinen Linien der Bohnen. Aber im Naturzustande gibt es hier keine reinen Linien, sondern fast jedes Individuum ist heterozygotisch in einer großen Anzahl von mendelnden Faktoren, und bei der stetigen Kreuzbefruchtung findet eine fortwährende Neukombination von Faktoren und ein stetiges Wiederaufspalten statt. Dieses ständige kaleidoskopartige Entstehen und Vergehen von verschiedenen Kombinationen bei der Fortpflanzung einer allogamen Spezies ist eine der Hauptursachen dessen, was man als **„Variabilität"** zu bezeichnen pflegt.

Freilich wird dieses Wort in sehr verschiedenem Sinne gebraucht, Variabilität einer Spezies ist in weitestem Sinne des Wortes, wie ihn die nur mit toten Objekten arbeitenden reinen Systematiker oft gebrauchen, ein Ausdruck dafür, daß eine Spezies nicht ganz einheitlich ist, sondern aus verschiedenen Rassen, Varietäten, Unterarten usw. besteht. In einem zweiten, engeren Sinne wird dies Wort gebraucht

Digitized by Google

für die Erscheinung, daß die Nachkommen eines Elternpaares nicht untereinander und mit den Eltern gleich sind, sondern größere oder kleinere Verschiedenheiten zeigen. Aber auch in diesem engeren gebräuchlichsten Sinne des Wortes ist „Variabilität" durchaus noch nichts Einheitliches, wir haben vielmehr hier nur ein Wort für sehr verschiedene Dinge.

Wir wollen im einzelnen sehen, was der Terminus „Variabilität" in diesem Sinne noch alles umfaßt, d. h. wir wollen zusammenstellen, aus welchen Gründen die Nachkommen eines Elternpaares untereinander und auch von den Eltern verschieden sein können.

1. Die Modifikationen.

Von einer ersten Reihe von Ursachen haben wir schon in Vorlesung I—III gehört. Die definitive Ausgestaltung eines Organismus, seine äußerlich sichtbaren Merkmale, hängen sehr stark ab von den Außeneinflüssen, welche auf die Organismen einwirken, dafür haben wir zahlreiche Belege kennen gelernt. Wir haben gesehen, daß einfach dadurch schon mehr oder weniger große Unterschiede bewirkt werden, daß die einzelnen Geschwister nicht unter den gleichen Konstellationen von Außenbedingungen aufwachsen. Daß dieses „Verschiedensein durch ungleiche Modifizierung" sehr oft eigenartige Gesetzmäßigkeiten erkennen läßt, haben wir eingehend besprochen: Extrem in der einen Richtung modifizierte Individuen sind sehr selten und ebenso extrem in der anderen Richtung modifizierte, aber die ungefähr eine Mittelstellung einnehmenden Individuen sind besonders häufig, und je weniger extrem eine Modifikation ist, desto häufiger kommt sie vor, und zwar steigt die Häufigkeit in einer Kurve, die mit der Zufallskurve mehr oder weniger übereinstimmt. Alle diese Modifikationen sind nicht erblich, vererbt wird ja nur die für eine Sippe charakteristische Modifizierbarkeit.

2. Die Variationen durch Neukombination (Kombinationen).

Bei allogam sich fortpflanzenden Organismen kommt zu der eben genannten Ursache von Verschiedenheiten in der Nachkommenschaft eines Elternpaares nun noch eine zweite Ursache hinzu. Hier findet bei jeder Paarung eine mehr oder weniger komplizierte Neukombination von mendelnden Faktoren statt.

Fast jedes Individuum einer solchen Sippe ist in einer großen Zahl von Erbeinheiten heterozygotisch. Das hat natürlich zur Folge, daß die einzelnen Geschwister, die aus einer Paarung hervorgehen, sehr verschiedene Erbformeln und dementsprechend ein ganz verschiedenes Aussehen, ganz verschiedene Eigenschaften haben. Diese Verschieden-

Digitized by Google

heiten, diese Art von Variationen sind nun aber im Gegensatz zu den Modifikationen erblich, freilich oft sehr kompliziert erblich, wie wir in den letzten Vorlesungen zur Genüge gehört haben.

Diese zweite Kategorie von Variationen wird sehr häufig mit der unter 1 genannten Modifizierung zusammengeworfen, und den Grund für diese leidige Konfusion werden wir gleich kennen lernen.

Die Unterschiede zwischen den einzelnen beständig durcheinandergekreuzten Sippen einer allogamen Spezies sind meist sehr geringfügig, und vielfach transgredieren die Modifikationskurven. Trotzdem mendeln sie, und zwar mendeln sie oft mit recht komplizierten Spaltungen, so daß die Spaltung sehr wenig augenfällig ist; d. h. die Unterschiede zwischen den Individuen sind häufig „fließende", ganz wie bei den Modifikationen. Und was die Hauptquelle der Konfusion ist, **dieses Verschiedensein, das auf Bastardspaltungen beruht, zeigt häufig ganz genau die gleiche Gesetzmäßigkeit wie die Modifikationen, d. h. spiegelt oft ebenfalls die *Zufallskurve* wieder.** Das hat ganz verhängnisvoll gewirkt.

Wir hatten in der vorletzten Vorlesung von den wichtigen Versuchen gehört, die NILSSON-EHLE (265) mit Weizen gemacht hat. Er konnte zeigen, daß z. B. die rote Kornfarbe des Weizens bedingt wird durch 3 ganz unabhängig mendelnde Faktoren, von denen jeder für sich allein schon eine rote Färbung verursacht, deren Wirkung sich aber summiert, so daß Pflanzen, welche etwa nur einen von diesen Faktoren enthalten, blaßrote, andere, welche alle 3 Faktoren enthalten, dunkelrote Samen haben, Wenn man eine Kreuzung macht zwischen einer Sippe, welche keinen dieser Faktoren enthält, und einer anderen, welche alle 3 enthält, dann bekommt man in F_2 eine Reihe von verschiedenen Farbenintensitäten, die von ganz weiß bis zu dunkelrot verschiedene Zwischenstadien zeigen. Die ganz weißen und die ganz dunkelroten sind sehr selten, nur die mittleren Intensitäten kommen häufig vor und zwar steigt die Häufigkeit von ganz weiß über hellrot bis zu mittelrot entsprechend der Zufallskurve und fällt dann wieder in derselben Kurve ab nach dunkelrot. Woher das rührt, haben wir ja in der letzten Vorlesung Seite 172 ausführlich abgeleitet.

Diese Sachlage, daß gewisse Außenmerkmale, vor allem Größen- und Gewichtsverhältnisse von Organen, Färbungsintensitäten und ähnliches in ganz entsprechender Weise von einer im einzelnen verschieden großen Zahl von selbständig mendelnden Faktoren abhängen, die sich in ihrer Wirkung summieren, ist wahrscheinlich sehr häufig! Genau analysiert sind freilich bisher wenig Beispiele.

Digitized by Google

Wir müssen also erwarten, daß wir nicht allzu selten Zufallskurven finden werden, wenn wir die Deszendenz eines kompliziert heterozygotischen Individuums statistisch untersuchen. Und umgekehrt: Wenn wir finden, daß z. B. die Größenverhältnisse eines Organes unter den Nachkommen eines Elternpaares nach der Zufallskurve „variieren", so sagt das über die Natur dieses „Variierens" **gar nichts** aus, es kann sich ebenso gut um „Modifizierung" wie um eine „Bastardspaltung" handeln, in **beiden** Fällen wird häufig eine Zufallskurve gefunden.

Die statistisch in einem vorher nicht weiter analysierten Material aufgenommenen „Variationskurven" (Beispiele bei LUDWIG (227)) — also etwa die Kurve der Zahlen der Schwanzflossenstrahlen der Heringe eines Heringsschwarmes, oder der Zahl der Randblüten der einzelnen Blütenköpfchen eines Bestandes von *Chrysanthemum leucanthemum* (Wucherblume), oder der Körperlänge einer Anzahl Männer — können ebensogut Modifikationskurven sein, wie Kurven, die auf der zufälligen Kombination von mendelnden Faktoren beruhen. Meistens aber handelt es sich hierbei um Kurven, welche beides zugleich sind.

Daß diese beiden ganz prinzipiell verschiedenen Kategorien des Variierens, nämlich das „Modifiziertwerden" und das „Variieren infolge von Neukombination" bloß deswegen, weil bei beiden die Variantenhäufigkeit oft der Zufallskurve entspricht, nicht zusammengeworfen werden dürfen, ist eigentlich selbstverständlich. Trotzdem geschieht dies oft genug.

So ist der alte Begriff der „fluktuierenden Variation" im Grunde genommen nur ein Name für diese beiderlei Kategorien, die Modifikation und die Variation durch Spaltung und Neukombination. Je eher dieser Doppelbegriff ausgeschaltet wird, desto besser.

Eine allgemein angenommene Bezeichnung für diese Variation infolge von Bastardspaltung und Neukombination gibt es noch nicht. Ich werde vorläufig einfach „Variation durch Neukombination" sagen.

Da das Wort Variation aber in so sehr vielerlei Bedeutungen gebraucht wird, gibt man es am besten ganz auf, und es empfiehlt sich doch wohl, für die scharf umschriebene Kategorie von „Variation", die auf der Bastardspaltung und auf der ständigen Neukombination von Erbeinheiten beruht, einfach den Terminus **Kombination** zu gebrauchen. „Variation" im weitesten Sinne des Wortes wäre dann eine Sammelbezeichnung für die drei hier unterschiedenen Kategorien Modifikation, Kombination und Mutation. Das Wort „Kombination" für „Variation durch Spaltung und Neukombination" ist ganz kürzlich unter einer fast identischen Definition wie hier auch von

Digitized by Google

H. R. SCHINZ[1]) vorgeschlagen worden. Mir scheint dieser Terminus sehr zweckmäßig gewählt zu sein.

3. Die Mutationen.

Zu diesen beiden Kategorien der Variationen kommt nun noch eine dritte, von der wir bisher wenig gesprochen haben, das ist das, was man als „Mutation", „Heterogenesis" (KORSCHINSKY (208)) bezeichnet, d. h. das Entstehen von erblichen Verschiedenheiten in der Weise, daß einzelne oder auch viele Nachkommen andere Eigenschaften haben als die Eltern und zwar nicht durch Bastardspaltung, sondern aus anderen, meist unbekannten Ursachen.

Vielleicht kann ich noch einmal den prinzipiellen Unterschied zwischen Modifikation, Variation durch Neukombination (Kombination) und Mutation an einem Beispiel aus der Chemie, das wir schon einmal herangezogen hatten, klarmachen:

Gewisse Gemische von verschiedenen Kohlenwasserstoffen der Reihe $C_n H_{2n+2}$ bezeichnet man als Paraffine. Derartige Paraffine gibt es eine ganze Anzahl, die alle verschiedene Schmelzpunkte haben. Ein solches Paraffinum, das Paraffinum durum des Handels z. B. ist ein Gemisch, das bei 50° C flüssig wird und bei niedereren Temperaturen eine feste weiße Masse darstellt. Andere solche Gemische sind schon bei niederen Temperaturen flüssig, so z. B. das Paraffinum liquidum.

Wenn man ein Paraffinum durum auf 60° erhitzt, so wird es so „modifiziert", daß es das Aussehen der anderen Paraffinenart, des Paraffinum liquidum bekommt. Der Schmelzpunkt selber, d. h. die *„Art auf die Temperatur zu reagieren"*, wird dadurch nicht geändert, das Paraffinum durum bleibt P. durum, auch wenn man es schmilzt. Ebenso wie eine *Primula sinensis rubra*, die im Warmhaus weiß blüht, damit nicht *Primula sinensis alba* geworden ist. Man kann aber aus den gleichen Bestandteilen, aus den gleichen Kohlenwasserstoffen, welche das Paraffinum durum und das Paraffinum liquidum zusammensetzen, eine ganze Reihe von verschiedenen Kombinationen herstellen, die sehr verschiedene Schmelzpunkte haben. Das wäre ein Prozeß, der etwa die „Variation durch Neukombination" veranschaulichen könnte.

Und wenn wir drittens endlich durch chemische Reagenzien das Paraffinum durum in seiner Zusammensetzung ändern, etwa einen Teil der in ihm enthaltenen Kohlenwasserstoffe zerstören und auf diese Weise ein Paraffin erzeugen, das von dem Ausgangsmaterial ganz

[1]) H. R. SCHINZ. Referat über „A. Lang: Vererbungsversuche" im Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft 1910. S. 25.

Digitized by Google

verschieden ist, einen höheren Schmelzpunkt, von 65° C, oder einen niedrigern, von 30° C z. B., habe, dann wäre dies ein Prozeß, der eine „Mutation" veranschaulichen könnte.

Selbstverständlich soll das alles nur ein Sinnbild sein, nicht mehr.

So scharf im Prinzip die 3 verschiedenen Kategorien der Variation getrennt sind, und so sicher sich durch das Experiment im einzelnen Falle immer entscheiden läßt, was vorliegt, so schwer ist, es bloß dem Augenscheine nach zu sagen, ob eine Mutation, eine Variation durch Neukombination, oder eine Modifikation vorliegt, wenn irgend ein Individuum von seinen Geschwistern abweicht.

Wenn in einer im Sinne der Züchter reinen, einheitlichen Zucht von Kaninchen, etwa von langohrigen mit einer durchschnittlichen Ohrlänge von 200 mm, die Ohrlänge der einzelnen Tiere variiert von 180 —220 mm, so kann dieses Variieren verschiedene und vor allem auch gleichzeitig mehrere Ursachen haben.

Es kann sich um reine Modifikationen handeln, die Ohrlänge wird ja, wie CASTLE gezeigt hat, durch eine ganze Reihe von Außenfaktoren modifiziert.

Es kann sich auch um Variationen durch Neukombination handeln. Z. B. brauchten nur etwa 5 unabhängig mendelnde Faktoren der Ohrlänge, die sich in ihrer Wirkung summieren, in dieser Kaninchenzucht heterozygotisch vorzukommen, dann hätte dies ebenfalls schon ein „Variieren" zur Folge. (Vergl. Vorl. X S. 174.)

Es kann sich aber auch um eine gleichzeitige Wirkung von Modifikationen und von Variationen durch Neukombination handeln, und das wird wohl meistens der Fall sein.

Was wirklich vorliegt, ist nur durch Vererbungsversuche festzustellen, die übrigens hier, wo es sich um obligat allogame Tiere handelt (wegen der Geschlechtstrennung), sehr mühsam sind.

Handelt es sich nur um Modifikationen, dann wird die durch mehrere Generationen durchgeführte Selektion von extrem kurzohrigen und extrem langohrigen Pärchen aus dieser Zucht nicht die geringste Verschiebung in der durchschnittlichen Ohrlänge der Nachkommenschaft ergeben. Hat eine Selektion aber eine, wenn auch nur geringe, Veränderung der durchschnittlichen Ohrlänge zur Folge, so liegen nicht bloß Modifikationen vor, sondern dann ist zunächst an Variation durch Neukombination zu denken. Eine genaue Analyse der Spaltung kann freilich ganz ungemein schwierig sein, wenn die einzelnen Typen transgredierende Modifizierbarkeit zeigen.

Ebenso wenig, wie man nach dem **bloßen Aussehen** entscheiden kann, ob eine Modifizierung oder eine Variation durch Neu-

Digitized by Google

kombination vorliegt, ebenso wenig kann man auch auf diese Weise entscheiden, ob eine Mutation vorliegt oder nicht.

Wenn in meinen *Antirrhinum*-Kulturen in einer mir genau bekannten konstanten reinen Sippe, etwa in einer dunkelroten, die unter den gewöhnlichen Kulturbedingungen eine ganz typische Modifikationsbreite der Färbungsintensität aufweist, als Mutante ein Individuum auftritt, das eine Kleinigkeit heller gefärbt ist als die Stammrasse, so werde ich das wohl meist nicht bemerken, weil zahlreiche extrem blaß modifizierte Individuen der Stammrasse ebenfalls eine ganz helle Blütenfarbe haben können, ähnlich wie die neu aufgetretene Mutante, die vielleicht selber gerade extrem dunkel modifiziert ist. Ich werde eine derartige Mutante nur dann entdecken können, wenn ich sie — zufällig vielleicht — als Stammpflanze ausgewählt habe, ich werde dann nämlich finden, daß diese Pflanze eine im Durchschnitt blassere Deszendenz hat, als es für die Stammsippe die Regel ist.

Fig. 48. Als Mutante aufgetretenes schmalblättriges *Melandrium album* unter seinen Geschwistern.

Oder in einem anderen Beispiel, indem wir an die in Vorlesung IV schon kurz erwähnten Käferversuche von TOWER denken. Es kann in einer Zucht von *Leptinotarsa decemlineata*, in der ja sehr verschiedene Färbungsmodifikationen vorkommen, als Mutante ein zufällig etwas dunkel modifiziertes Individuum der Varietät *L. d. pallida* Tafel VI Fig. 7 auftauchen, aber wir werden diese Mutation dann wohl nicht bemerken, weil die Modifikationskurven von *Leptinotarsa decemlineata* und *L. decemlineata var. pallida* übereinandergreifen. Ein zufällig etwas dunkel modifiziertes Individuum von *L. d. var. pallida* ist äußerlich von einem hellmodifizierten von *L. decemlineata* nicht verschieden.

Also die Größe des äußerlichen Unterschiedes zwischen einem abweichenden Individuum und der Stammsippe gibt meist nicht das geringste Kriterium dafür ab, was vorliegt.

Wenn freilich in einer in mehrjähriger Kultur als konstant befundenen dunkelroten Löwenmaulsippe eine Pflanze auftritt, die rein weiße Blüten hat, ohne daß dieses Individuum unter ganz außergewöhnlichen Kulturbedingungen gezogen worden wäre, oder wenn aus Samen einer sonst ganz konstanten Sippe von *Melandrium* plötzlich ein auffällig schmalblätteriges Individuum (Fig. 48) auskeimt, dann kann

Digitized by Google

man mit der größten Wahrscheinlichkeit schon dem Aussehen nach auf einen Fall von Mutation schließen, — wenn man wirklich völlige Garantie hat, daß keine Verunreinigung vorliegt! — So auffällige Mutationen kommen vor, aber doch wohl nur sehr selten und bilden, wenn ich meine Erfahrungen verallgemeinern darf, nur den kleinsten Teil der überhaupt vorkommenden Mutationen. Die große Mehrzahl aller Mutationen dürfte immer nur durch eine sehr sorgfältige Vererbungsuntersuchung, durch umfangreiche Stammbaumkulturen gefunden und erkannt werden können, weil sie mit den Stammsippen transgredieren.

Also äußerlich sind die drei hier unterschiedenen prinzipiell scharf getrennten Kategorien von Variationen meistens nicht ohne weiteres unterscheidbar.

Wenn wir uns fragen, welche von diesen drei Kategorien der „Variationen" ist im allgemeinen am augenfälligsten, beruht die Verschiedenheit der einzelnen Individuen einer Rasse in der Hauptsache auf „Modifikationen", oder auf „Variation durch Neukombination" oder auf „Mutation", so kann man antworten, daß die ersten beiden Kategorien wohl am augenfälligsten sind.

Bei den allogamen Organismen wirken meistens Modifikationen und Neukombinationen zusammen, bei den autogamen Organismen beruht dagegen die „Variabilität" — in einer reinen Linie von Bohnen z. B. — fast ausschließlich auf Modifikationen. Mutationen kommen zwar sicher häufiger vor, als man denkt, — es werden die wenigsten kleinen Mutationen als solche erkannt — aber so häufig, daß sie in nennenswertem Grade an der „individuellen Variabilität" einer Sippe beteiligt wären, sind sie gewiß nicht.

Bei den höheren Tieren geht die Modifizierbarkeit im allgemeinen nicht ganz so weit wie bei den Pflanzen (Vorl. I) und hier haben wir in der Variation durch Neukombination die Hauptursache für die individuellen Unterschiede zwischen den einzelnen Angehörigen einer Rasse zu sehen. Das gilt auch für den Menschen.

In Form einer Übersicht wären die 3 Kategorien von Variationen im älteren Sinne des Wortes, die wir scharf unterscheiden wollen, nebenstehende (S. 191 unten).

Als die dritte Gruppe von Erscheinungen die, unter dem Sammelnamen Variation zusammengefaßt worden sind und von manchen Autoren

Digitized by Google

auch heute noch zusammengefaßt werden, hatten wir die **Mutationen** abgesondert.

Unter einer Mutation wollen wir ausschließlich die Erscheinung verstehen, daß aus irgend welchen, meist unbekannten Ursachen die Nachkommen eines Elters oder eines Elternpaares neue **erbliche** Eigenschaften, d. h. eine andere Reaktionsweise auf die Außeneinwirkungen aufweisen als die Eltern, wobei die neuen Eigenschaften auch nicht bloß auf einer Neukombination von mendelnden Erbeinheiten beruhen.

Wenn wir das Wort „Mutation" in diesem Sinne gebrauchen, so wenden wir es freilich in einem etwas anderen Sinne an, als es ursprünglich HUGO DE VRIES (395) getan hat, aber wir wenden es in einem Sinne an, der sich vor allem in der botanischen Literatur in den letzten Jahren mehr und mehr eingebürgert hat.

Was wissen wir nun über diese letzte Kategorie Näheres? — Wenn wir kritisch zusehen, dann nur sehr wenig, denn der absolut sichere Nachweis, daß in einem gegebenen Falle wirklich eine Mutation vorliegt, ist ganz ungemein schwer zu erbringen. Fälle, die „vielleicht" oder sogar auch „wahrscheinlich" Mutationen sein mögen, sind in

„Modifikationen"	**nicht erbliche** Verschiedenheiten zwischen den Individuen einer Sippe, verursacht dadurch, daß allerhand Außeneinwirkungen, Licht, Wärme, Ernährung usw. die einzelnen Individuen ungleich beeinflußt haben. Spiegeln häufig die Zufallskurve wieder.	Diese drei Kategorien sind dem bloßen Aussehen nach nicht zu erkennen und zu unterscheiden. Worauf das „Variieren" irgend eines abweichenden Individuums beruht, ist meistens nur durch sorgfältige Vererbungsversuche feststellbar. Nimmt man nur solche Versuche als Kriterium für die Unterscheidung, dann ist die Trennung der drei Kategorien immer durchführbar. Die Grenzen zwischen den Kategorien sind völlig scharf.
„Variationen durch Neukombination" oder „Kombinationen"	**erbliche** Verschiedenheiten zwischen den Individuen einer Sippe und auch zwischen den Nachkommen eines Elternpaares, verursacht durch Bastardspaltung und Neukombination der Erbeinheiten. Spiegeln häufig die Zufallskurve wieder.	
„Mutationen"	**erbliche** Verschiedenheiten zwischen den Eltern und ihren Nachkommen — auch den vegetativ entstandenen — welche nicht auf Bastardspaltung beruhen, sondern welche andere Ursachen haben.	

Digitized by Google

großer Zahl beschrieben worden, aber völlig sichergestellt und genügend genau untersucht sind die wenigsten.

Wenn man von Mutationen spricht, denkt man zuerst an die berühmt gewordenen Mutationsversuche von HUGO DE VRIES (395) an *Oenothera Lamarckiana*. (Fig. 49.) (S. 193.)

Diese Pflanze ist ursprünglich wohl in Nordamerika einheimisch, aber genau bekannt ist ihre ursprüngliche Heimat nicht, und ebenso weiß man nicht sicher, wann sie nach Europa eingeführt ist. Seit langer Zeit ist sie jedenfalls als Zierpflanze im Handel und ist häufig aus Gärten verwildert.

Eine Kolonie von verwilderter *Oe. Lamarckiana* beobachtete H. DE VRIES im Jahre 1886 auf einem brachliegenden Felde in Hilversum bei Amsterdam und auf diesem Platze fand er neben sehr zahlreichen typischen auch einige deutlich abweichende Individuen. DE VRIES verpflanzte darauf eine Anzahl typischer *Lamarckiana*-Pflanzen von diesem Felde in seinen Garten, bestäubte sie mit eigenen Pollen und zog aus dem so erhaltenen Samen 15000 Nachkommen. Es zeigte sich, daß von diesen 15000 Pflanzen die übergroße Mehrzahl reine *Oe. Lamarckiana* war, aber 10 Pflanzen waren deutlich verschieden und zwar waren 5 auffällig breitblätterig und hatten taube Antheren in den Blüten (weiterhin *Oe. lata* genannt) und die 5 anderen waren auffällig klein, fast zwergig (Fig. 49) weiterhin *Oe. nanella* genannt).

In ähnlicher Weise wurden auch in den nächsten Jahren Samen von reinen und selbstbefruchteten *Lamarckiana*-Pflanzen in großer Zahl ausgesät und stets war das Resultat ungefähr das gleiche. Neben einer großen Zahl von typischen *Lamarckiana*-Pflanzen traten immer wieder einzelne Mutanten auf, im ganzen etwa 1 Dutzend verschiedene.

Die Häufigkeit, in der die Mutanten auftraten, betrug ungefähr $1^1/_2$%, d. h. unter 200 Sämlingen waren etwa 3 Mutanten. In den verschiedenen Jahren war aber der Prozentsatz der gefundenen Mutanten sehr ungleich. Im Jahre 1888 betrug er noch nicht einmal 0,1%, im Jahre 1896 fast 5%.

Die Versuche von DE VRIES sind auch von anderer Seite wiederholt worden, so besonders ausführlich von MAC DOUGAL (235) und zwar teils mit *Oe. Lamarckiana* aus der Kultur von DE VRIES, teils mit *Oe. Lamarckiana* aus anderen Bezugsquellen (Botanischer Garten New-York, Samenhandlung von Vilmorin-Paris und andere). Das Resultat war das gleiche wie in den Kulturen von DE VRIES. Es traten in ähnlicher Weise zahlreiche Mutanten auf, die teils identisch waren mit den schon in Amsterdam aufgetretenen, teils aber auch neue Formen darstellten.

Digitized by Google

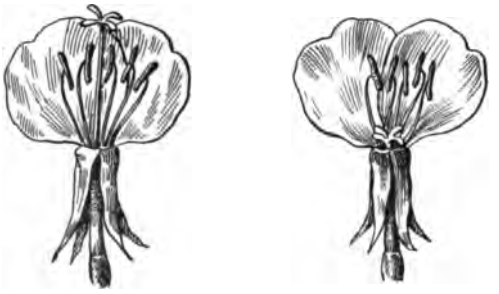
Fig. 49. a Zweig von *Oenothera Lamarckiana*. — b *Oe. nanella*, ganze Pflanze, im gleichen Maßstabe wie Fig. a. — c Ältere Keimpflanze von *Oe. gigas*. — d Desgl. *Oe. Lamarckiana*. — e—k Entsprechende Blätter von: e *Oe. Lamarckiana*, f *Oe. nanella*, g *Oe. gigas*, h *Oe. rubrinervis*, i *Oe. lata*, k *Oe. scintillans*.
(a nach einer Photographie von R. R. GATES, b—k nach DE VRIES.)

Digitized by Google

Die Mutanten von *Oe. Lamarckiana* wurden auf ihre Konstanz bei Inzucht und auf ihr Verhalten bei Kreuzung mit der Stammart und mit anderen Mutanten genau untersucht.

Ein Teil der Mutanten hat sich als völlig konstant erwiesen, so die als *Oe. laevifolia*, *Oe. brevistylis* (Fig. 50), *Oe. nanella*, *Oe. gigas*, *Oe. rubrinervis*, *Oe. albida*, *Oe. oblonga* beschriebenen Typen.

Ein anderer Teil, *Oe. scintillans* z. B. ist nicht konstant, gibt bei Selbstbefruchtung eine aus reiner *Oe. Lamarckiana* und *Oe. scintillans* bestehende gemischte Deszendenz. Die so entstehenden *Lamarckiana*-Pflanzen sind weiterhin konstant, abgesehen von den Mutanten, welche auch diese *Lamarckiana*-Pflanzen abgeben, alle *scintillans*-Individuen dagegen geben immer wieder ein Gemisch von *Oe. scintillans* und *Oe. Lamarckiana*, und das bleibt so, auch wenn man durch mehrere Generationen die *scintillans*-Pflanzen immer mit sich selbst bestäubt. Die Inkonstanz ist danach, wie DE VRIES sagt, konstantes Merkmal der *Oe. scintillans*. Das Zahlenverhältnis, in welchem die *scintillans*- und die *Lamarckiana*-Individuen in der Nachkommenschaft einer geselbsteten *Oe. scintillans* auftreten, ist sehr verschieden, schwankt von etwa 1 *scintillans* : 3 *Lamarckiana* bis zu 3 *scintillans* : 1 *Lamarckiana*.



a b

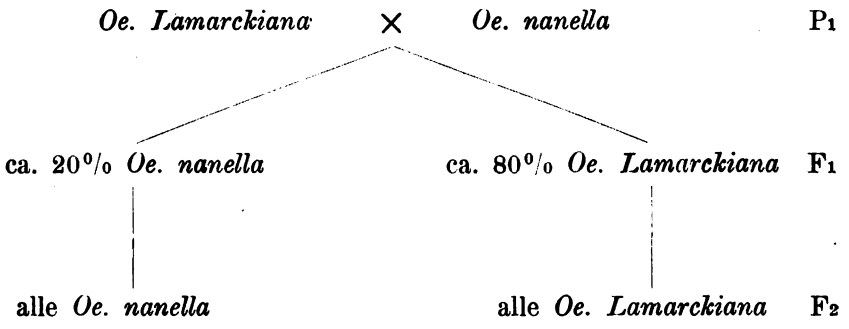
Fig. 50. Blüten von *Oe. Lamarckiana* (a) und *Oe. brevistylis* (b) nach DE VRIES. (Die vorderen Blumenblätter sind weggelassen.)

Sehr eigentümlich ist das Verhalten der Mutanten bei Kreuzung mit der Stammart. Ein Teil der Mutanten z. B. *Oe. brevistylis* mendelt bei der Kreuzung mit *Oe. Lamarckiana* regelrecht auf. F_1 ist reine *Lamarckiana* und F_2 besteht aus $^3/_4$ *Lamarckiana* und $^1/_4$ *brevistylis*. Danach beruht der Unterschied zwischen *Oe. brevistylis* und *Oe. Lamarckiana* nur auf einer Erbeinheit.

Ein anderer Teil, und zwar die Mehrzahl der Mutanten, zeigt bei der Kreuzung mit der Stammart ein völlig anderes Verhalten. Wenn DE VRIES kreuzte *Oe. nanella* × *Oe. Lamarckiana* oder reziprok, dann bestand F_1 aus ungefähr 20% *Oe. nanella* und im übrigen aus *Oe. Lamarckiana*. Im einzelnen schwankte in den verschiedenen Versuchen der Prozentsatz der *Oe. nanella* sehr stark, von 1—50%. Alle diese *Oe. nanella* erwiesen sich weiterhin als konstant und ebenso alle

Digitized by Google

Lamarckiana. In Form eines Schemas sieht die Kreuzung also folgendermaßen aus:



Ganz ähnlich ist das Verhalten von *Oe. lata* bei der Kreuzung mit *Oe. Lamarckiana.*

In neuester Zeit sind die Mutanten von *Oe. Lamarckiana* auch zytologisch eingehend untersucht worden vor allem durch R. R. GATES (144—146). Ein greifbares Resultat hat nur die Untersuchung von *Oe. gigas* ergeben. GATES hat gefunden, daß diese Spezies die doppelte Chromosomenzahl von *Oe. Lamarckiana* hat. (*Lamarckiana* haplod **7**, diplod **14**, *gigas* haplod **14**, diplod **28**), die Zellkerne sind entsprechend der vermehrten Chromosomenzahl bei *gigas* größer und ebenso im allgemeinen auch alle einzelnen Zellen, und eine Folge dieser größeren Maße aller ihrer Zellen ist die größere Statur usw., durch die sich *Oe. gigas* von *Oe. Lamarckiana* unterscheidet. Es sieht danach fast so aus, als ob die Entstehung der Mutante *Oe. gigas* einfach nur auf dieser Verdoppelung der Zahl der Chromosomen beruhe.

Wie und wann diese Verdoppelung vor sich geht, weiß man nicht. GATES führt aus, daß es am nächsten liege, zu vermuten, daß in der befruchteten Eizelle eine Kernteilung zwar begonnen wird, bis zur Teilung der Chromosomen, daß aber die so entstandenen Tochter-Chromosomen nicht auseinander wandern und zwei Kerne formieren, sondern beisammen bleiben und wieder nur einen Kern bilden, der jetzt dann die doppelte Chromosomenzahl aufweist.

Die weitere Entwickelung dieser zytologischen Untersuchungen, vor allem im Verein mit Vererbungs- und Kreuzungsversuchen, die auf Grund der so gewonnenen Erkenntnis angestellt werden können, ist vielleicht geeignet, wenigstens einen Teil der sonderbaren Mutationserscheinungen von *Oe. Lamarckiana* verständlich zu machen.

Digitized by Google

Es ist jetzt die Frage: kann man aus den Befunden bei *Oe. Lamarckiana* Rückschlüsse ziehen auf die Häufigkeit von Mutationen bei anderen Pflanzen und Tieren, und wenn nicht, was weiß man von dem Auftreten von Mutanten bei anderen Organismen?

Zunächst die Frage, ob man das für *Oe. Lamarckiana* Gefundene verallgemeinern darf, ist unbedingt zu verneinen. Die Mutabilität dieser Spezies ist etwas durchaus Eigenartiges, und wir kennen keine zweite Spezies, die gleiches aufwiese. Das hat schon DE VRIES erkannt und deshalb die Hypothese aufgestellt, daß *Oe. Lamarckiana* in einer „Mutationsperiode" sei, und daß von Zeit zu Zeit Mutationsperioden auch bei anderen Spezies eintreten können. Irgend welchen Grund zu dieser Annahme haben wir nicht, und DE VRIES hat damit denn auch sehr wenig Anklang gefunden.

Es ist im Gegenteil schon von den verschiedensten Autoren betont worden, daß man sich sehr hüten muß, allzu weitgehende Schlüsse aus diesen Versuchen mit *Oenothera* zu ziehen. Was die Ursache der zweifellos merkwürdigen Mutabilität der *Oe. Lamarckiana* ist, wissen wir nicht. Schon mehrfach, z. B. sehr energisch von PLATE (274) u. a. ist darauf hingewiesen worden, daß *Oe. Lamarckiana* am Ende ein Spezies-Bastard sei. Freilich, erklärt ist durch diese Annahme auch nichts, und sie scheint mir zudem sehr wenig plausibel, denn sichere Spezies-Bastarde, die ein analoges Verhalten zeigen wie die *Oe. Lamarckiana*, kennen wir gar nicht. (Vergl. Vorl. XII.)

Eine gewisse Ähnlichkeit mit *Oe. Lamarckiana* haben nach den Untersuchungen von LIDFORSS (218, 219) hinsichtlich der Mutabilität einige *Rubus*-Arten (Brombeeren). Auch hier geben einzelne Spezies stark abweichende Mutanten in großer Zahl ab. Die übergroße Mehrzahl aller anderen Tier- und Pflanzen-Spezies, die einigermaßen gründlich untersucht sind, zeigt aber ein anderes Verhalten. Mutanten kommen auch hier überall vor, aber sehr viel seltener, und die Unterschiede zwischen ihnen und der Stammart beruhen fast ausschließlich auf dem Verlust, oder in sehr viel selteneren Fällen auf dem Neuauftreten einer einzigen Erbeinheit. Es handelt sich also nur um Mutationen, die der Entstehung von *Oe. brevistylis* entsprechen.

Diese Tatsache scheint heute nicht mehr allzu auffällig. Die genaue Analyse einer Anzahl von Tier- und Pflanzenspezies hat gezeigt, daß die Rassenunterschiede (und wohl auch die Artunterschiede zum mindesten in ihrer großen Mehrzahl) meist nur auf dem Vorhandensein und Fehlen bestimmter Erbeinheiten beruhen. (Vergl. Vorl. X S. 159.) Wenn das aber der Fall ist, dann müssen wir auch erwarten, daß die erstmalige Entstehung dieser Unterschiede eben auch

Digitized by Google

im wesentlichen auf Verlust oder Neuauftreten von mendelnden Erbeinheiten beruht!

Merkwürdig, und vorläufig nicht recht verständlich, ist aber der Umstand, daß von den wirklich sicher festgestellten Mutationen die große Mehrzahl, — wenn nicht überhaupt alle! — Verlustmutationen sind, d. h. die neu entstandenen Sippen verhalten sich bei Kreuzung mit der Stammrasse immer so, daß wir den Unterschied ungezwungen auf das Fehlen einer einzigen Erbeinheit zurückführen können.

Zu diesem Schlusse ist, nach mündlichen Mitteilungen, auch H. NILSSON-EHLE auf Grund seiner langjährigen Erfahrungen und Beobachtungen in Svalöf an Weizen und Hafer gekommen, und ich selbst habe in der Spezies *Antirrhinum majus*, die ich seit Jahren in sehr großen Individuenzahlen — bis 30000 Pflanzen pro Jahr — kultiviere, bisher abgesehen von dem Auftreten von *albomaculata*-Sippen (Vorl. X) ausschließlich Mutationen beobachtet, die immer nur auf dem Verlust **einer** Erbeinheit beruhten. So habe ich einigemale das Auftreten von Individuen mit elfenbeinfarbiger Röhre in sonst „ganz" gefärbten Rassen beobachtet (Individuen wie Fig. 16 Taf. I aus einer Rasse mit Blüten wie in Fig. 7 Taf. I), es lag also einfach Verlust des Faktors **D** vor. Die so entstandenen neuen Sippen waren zum Teil bisher unbekannt, d. h. andere Sippen, die das hier verloren gegangene Merkmal nicht enthalten, waren bis dahin noch nicht beschrieben. In anderen Fällen, wie in dem oben genannten Beispiel, waren aber die Mutanten im Grunde genommen nichts Neues, andere **dd**-Rassen von *Antirrhinum* kennt man schon lange.

Eine Verlustmutation liegt auch vor in dem in Fig. 48 abgebildeten schmalblätterigen *Melandrium*. Die hier verloren gegangene Erbeinheit bedingt breite Blätter und zwar sowohl breite Laub- wie breite Blumen- und Kelchblätter. Die Mutante, der diese Erbeinheit fehlte, hatte eigenartige schmale Blumenblätter.

Sehr viel seltener scheint es vorzukommen, daß durch Mutation eine mendelnde Erbeinheit neu entsteht. Meines Wissens sind bisher überhaupt nur einige ganz vereinzelte und noch dazu nicht ganz sichere Fälle bekannt. Dies ist sehr merkwürdig, denn es ist nicht recht vorstellbar, daß die ganze Formendifferenzierung nur durch den fortschreitenden Verlust einzelner Erbeinheiten vor sich gehen sollte.

Betrachten wir *Antirrhinum majus*, so ist es fast sicher, daß, von verschwindend wenigen Ausnahmen abgesehen, alle die zahllosen Sippen, die man zu dieser Großart rechnen kann, nur darauf beruhen, daß der einen Sippe diese, der anderen Sippe jene Gruppe von mendelnden Erbeinheiten fehlt. Es ist denkbar, daß man sich ein Individuum herstellen kann, welches alle bekannten Erbeinheiten homo-

Digitized by Google

zygotisch enthält, vielleicht besitze ich es sogar schon, und aus einer solchen Form könnten dann allerdings nur durch den Verlust einzelner Faktoren, d. h. durch Mutationen, wie wir sie in unseren Versuchen fast ausschließlich beobachten, die ganze Mannigfaltigkeit der heute bekannten Sippen entstanden sein.

Daß der Prozeß der Rassenbildung wirklich ungefähr so verlaufen ist, das ist nicht recht wahrscheinlich. Alles das sind völlig ungelöste und vorläufig auch nicht zu lösende Fragen.

Es scheint mir müßig, auf Grund des spärlichen bekannten Materials über die Art und Weise und die Häufigkeit der Mutationen sich allerhand Spekulationen hinzugeben, aber ein Hinweis darauf, daß, abgesehen von *Oenothera, Rubus* und einigen anderen vereinzelten Fällen die große Mehrzahl aller wirklich einwandsfrei festgestellten Mutationen einfach auf dem Verlust einer einzigen mendelnden Erbeinheit beruht, scheint mir sehr nötig.

Über die Art, wie diese „Mutationen durch Verlust eines Merkmales" auftreten, sei hier noch kurz einiges erwähnt. Ihr Auftreten kann sehr verschiedenartig sein. Die Mutationen können auftreten als Mutationen in vegetativen Zellen oder als Mutationen in den Keimzellen, oder wenn wir uns präziser ausdrücken wollen, als Mutationen in der diploden oder haploden Generation.

Nach der Presence-Absence Theorie, mit der wir in diesen Vorlesungen arbeiten, sind die mendelnden Erbeinheiten in den Keimzellen, den Gameten, wie man in der Vererbungslehre meist sagt, nur einmal vorhanden, dagegen in den Zellen der durch die Vereinigung zweier Gameten entstandenen Individuen einmal oder doppelt, einmal in Individuen, die in diesem Faktor heterozygotisch sind, doppelt in den entsprechenden Homozygoten.

Der Verlust eines Faktors wird sich deshalb ganz verschieden bemerkbar machen, je nachdem ob er in einer Keimzelle oder in einem Heterozygoten oder in einem Homozygoten erfolgt. Wir können so rein theoretisch schon vier verschiedene Kategorien von Verlust-Mutationen unterscheiden.

Am besten ist das wohl auch an einem Beispiel zu zeigen.

1. Kategorie. Verlust eines Faktors in einem in diesem Faktor homozygotischen Individuum.

Wir wollen annehmen, wir hätten eine *Antirrhinum*-Sippe von der Formel **BBFFRRMMAALLggDDCC**, also schwarzrot, auf elfenbein Grund, ganz gefärbte Löwenmaul-Pflanzen, mit Blüten wie die in Fig. 10 Taf. I abgebildete. Uns interessiert hier nur der Faktor **F**, der Grundfaktor für rote Farbe, und wir wollen deshalb die Sippe nur als **FF** bezeichnen. Wenn in einer Zelle im Vegetationspunkt einer

Digitized by Google

solchen **FF**-Pflanze ein Faktor **F** verloren geht, so bekommen wir eine Zelle **Ff** und aus dieser Zelle kann dann unter Umständen später ein ganzer Zweig hervorgehen, der **Ff** ist. Eine solche „Sproßmutation" wird wohl in den seltensten Fällen erkannt werden, weil die **Ff**- von den **FF**-Pflanzen fast nicht zu unterscheiden sind. Aber Samen aus Früchten dieses Zweiges werden $^3/_4$ schwarzrote und $^1/_4$ elfenbeinfarbige Pflanzen ergeben.

2. Kategorie. Verlust eines Faktors in einer in diesem Faktor heterozygotischen Pflanze. Ganz anders wird das Resultat sein, wenn wir eine **Ff**-Pflanze vor uns haben, und wenn in dieser der hier nur einmal vorhandene Faktor **F** in einer Zelle verloren geht. Es entsteht dann eine Zelle von der Formel **ff** und daraus kann ein ganzer Ast hervorgehen, der **ff** ist und elfenbeinfarbig blüht. Diese Sproßmutation wird sehr auffällig sein.

3. Kategorie. Verluste des Doppelfaktors in einer in diesem Faktor homozygotischen Pflanze. In diesem dritten theoretisch möglichen Falle würden in einer Zelle einer **FF**-Pflanze gleichzeitig beide Faktoren **F** verloren gehen, und aus einer solchen Zelle, die ja dann **ff** wäre, könnte ebenfalls ein ganzer — elfenbeinfarbiger — Ast entstehen.

4. Kategorie. Verlust eines Faktors in der Keimzelle. Wieder anders ist die Sachlage, wenn der Verlust eines Faktors bei der Keimzellbildung erfolgt. Wenn eine Pflanze **FF** durch Mutation eine oder einige Keimzellen **f** produziert, statt, wie sie eigentlich sollte, nur Keimzellen **F**, dann werden unter den aus Selbstbefruchtung dieser Pflanze entstandenen Nachkommen einige sein, welche **Ff** sind, d. h. Heterozygoten, die weiter aufspalten. Daß auch **ff**-Pflanzen entstehen, ist nur dann möglich, wenn zufällig gleichzeitig bei der Bildung der weiblichen Sexualzellen **und** bei der Bildung der männlichen Sexualzellen die gleiche Mutation erfolgt, und wenn dann ein weiterer Zufall es fügt, daß gerade zwei Sexualzellen **f** sich treffen. Es ist daher zu erwarten, daß die große Mehrzahl der Verlust-Mutationen, die als Gameten-Mutanten entstanden sind, als Heterozygoten in Erscheinung treten. Dieser Gedanke ist übrigens ganz allgemein für Gameten-Mutationen schon vor Jahren von DE VRIES ausgesprochen worden.

Ganz entsprechende verschiedene Wege, auf denen Mutationen erfolgen können, lassen sich auch für diejenigen Mutationen unterscheiden, welche auf der Neuentstehung einer mendelnden Erbeinheit beruhen. Im einzelnen möchte ich das aber hier nicht ausführen, schon deshalb nicht, weil wir ganz sichere Fälle von Mutationen durch Entstehung einer Erbeinheit gar nicht kennen.

Digitized by Google

Es ist nun die Frage, sind wenigstens diese oben unterschiedenen theoretisch denkbaren verschiedenen Fälle von Verlust-Mutationen auch in Wirklichkeit schon beobachtet?

Die Antwort lautet: Zum Teil ja.

Wir kennen Verlust-Mutationen gemäß Kategorie 2 und 4, aber noch keine sichere, gemäß Kategorie 1 und 3.

Einige Beispiele seien hier kurz besprochen.

Sehr einfach ist die Sachlage im Falle einer Verlust-Mutation aus Kategorie 2 bei *Melandrium album*, die ich selbst habe beobachten können (23). Das normale Grün der Blätter hängt auch bei *Melandrium* ab von einer Reihe von mendelnden Faktoren. Fehlt ein gewisser Grundfaktor **X**, dann ist die Pflanze weißblätterig, auch wenn alle anderen Faktoren für grün vorhanden sind. Ich besaß nun eine Pflanze, die **Xx**, d. h. heterozygotisch in diesem Faktor war. Die Pflanze war ein Weibchen (*Melandrium album* ist getrenntgeschlechtlich) und mit ebenfalls heterozygotischen Männchen befruchtet gab sie, ganz wie erwartet, $^3/_4$ grüne und $^1/_4$ weiße Keimpflanzen. Auf dieser **Xx**-Pflanze, die ich übrigens als „wilde" Pflanze in der Nähe von Berlin gefunden habe, trat aus unbekannten Gründen an einem Aste ein rein weißer Sektor auf, und die ganze vegetative und sexuelle Deszendenz dieses Sektors erwies sich als **xx**. Es muß also im Vegetationspunkte dieses Astes mindestens eine Zelle zu **xx** geworden sein, d. h. sie muß den Faktor **X** verloren haben. Hier hätten wir den Fall einer vegetativen Mutation, wo ein einmal vorhandener Faktor verloren gegangen ist.

Fig. 51.
Mutante von *Antirrhinum majus*.

Über einen völlig analogen Fall hat BATESON (11) berichtet. Auf einer *Lathyrus odoratus*-Pflanze, welche heterozygotisch in dem Faktor **B** war, welcher das rot in violett modifiziert, entstand ein Sproß, welcher nicht mehr **Bb** (violett) war, sondern **bb** d. h. rot.

Eine Mutation nach Kategorie 4 hat sehr wahrscheinlich vorgelegen in dem folgenden von mir selbst beobachteten Beispiele[1]).

[1]) Noch nicht anderweitig veröffentlicht.

Digitized by Google

Hier entstand eine höchst eigentümliche rein weibliche Sippe von *Antirrhinum majus*, Fig. 51, von der ein blühender Zweig in Fig. 52 abgebildet ist. Daß ein *Antirrhinum* vorliegt, kann man der Pflanze nicht ansehen, wenn man nicht ihre Entstehungsgeschichte kennt, man würde sogar wohl kaum die Familie so leicht erkennen können. Da, wo gewöhnlich eine Blüte sitzt, ist hier überall ein ganzer Zweig inseriert, der zahlreiche Blüten trägt, aber die Blüten sind hier völlig anders als sonst, die Einzelblüte besteht aus einer Anzahl spiralig angeordneter dichtgedrängter kelchblattartiger Schuppen, von denen die innersten 4—5 eine Andeutung von Blumenblattcharakter haben. Antheren fehlen völlig, aber im Zentrum der Blüte sitzt ein aus 4—6 Karpellen gebildeter Fruchtknoten, mit langem Griffel. Öfter sind diese Fruchtknoten ganz oder teilweise mißbildet, aber meist sind sie gut fertil, d. h. setzen nach Bestäubung mit Pollen von anderen normalen Pflanzen gut Samen an. Diese sonderbare Sippe entstand folgendermaßen: 1908 wurden 2 völlig normale Löwenmaulpflanzen, die eine ganz normale Aszendenz hatten und auch aus Selbstbefruchtung beide eine ausschließlich normale Deszendenz ergaben, miteinander gekreuzt, um die Vererbung der Blütenfarbe zu untersuchen. F_1 (1909) bestand ebenfalls ausschließlich aus ganz normalen Pflanzen. Von diesen F_1-Pflanzen wurden 2 zu Stammpflanzen gemacht, d. h. sie wurden geselbstet, und Samen von ihnen wurden 1910 ausgesät. Die eine von diesen beiden Pflanzen gab ebenfalls eine Nachkommenschaft mit ausschließlich normalen Blüten, die andere aber gab eine Deszendenz, die aus 135 normalen Pflanzen und aus 46 mit dieser neuen sonderbaren Blütenform bestand. Ganz zweifellos liegt hier eine Mendelspaltung vor. 135 : 46 ist fast genau das Verhältnis 3 : 1, und zwar müssen die Individuen mit der neuen Blütenform eine Erbeinheit — heißen wir sie einmal **K** — nicht haben, die in den normal blühenden Individuen enthalten ist. Die Mutterpflanze dieser Generation muß also **Kk** gewesen sein. Die beiden Großelterpflanzen waren nun aber zweifellos **KK**. Es liegt hier somit eine Verlust-Mutation vor, die als Heterozygote (als solche äußerlich nicht

Fig. 52. Mutante von *Antirrhinum majus*.
Zweig mit zahlreichen rein weiblichen Blüten, der an Stelle einer normalen Einzelblüte gebildet wird, bei a das Hochblatt, in dessen Achsel bei *Antirrhinum* sonst eine Blüte inseriert ist.

Digitized by Google

erkennbar!) entstanden ist. Mit der größten Wahrscheinlichkeit ist anzunehmen, daß hier eine Keimzellen-Mutation nach Kategorie 4 vorhergegangen ist.

Ganz sicher ist der Fall nicht, es wäre immerhin denkbar, daß auch die erste heterozygotische Pflanze ursprünglich als junge Keimpflanze noch **KK** gewesen ist, daß dann eine vegetative Mutation nach Kategorie 1 erfolgte und daß alle geernteten Früchte auf dem mutierten Teile aufsaßen.

Doch ich will hier nicht allzuviel auf die Einzelheiten eingehen. Es kommt hier nur darauf an, zu zeigen, daß Verlust-Mutationen auf verschiedene Weise entstehen können und vor allem, daß es ein Interesse hat, im einzelnen Falle festzustellen, in welcher Weise die Mutation erfolgt ist. Genau daraufhin untersuchte Fälle kennen wir erst sehr wenige.

Mutationen, die sicher auf der Neuentstehung eines mendelnden Faktors beruhen, habe ich selbst, wie schon vorhin gesagt, nie beobachtet, und ich kenne auch aus der Literatur keine völlig sichergestellten Angaben.

Weitere Einzelheiten will ich hier über Mutationen nicht mitteilen. Wir wissen noch gar zu wenig wirklich Sicheres. Es sind ja eine Unmenge von Mutationen bei Pflanzen und Tieren beschrieben, aber es ist fast nie genau untersucht, ob auch wirklich sicher eine Mutation und nicht eine Bastardspaltung oder sonst etwas anderes vorgelegen hat, geschweige denn, daß untersucht wäre, um was für eine Art von Mutation es sich gehandelt hat. Es ist eben nur möglich eine Mutation sicher zu erkennen, wenn sie in einer genau kontrollierten Stammbaumkultur auftritt, und zwar in der Stammbaumkultur einer Spezies, die man durch Bastard-Analyse schon sehr weitgehend untersucht hat. Ferner muß man immer die „Mutante" mit der Stammrasse kreuzen, um über die Art der Mutation ein bestimmtes Urteil fällen zu können.

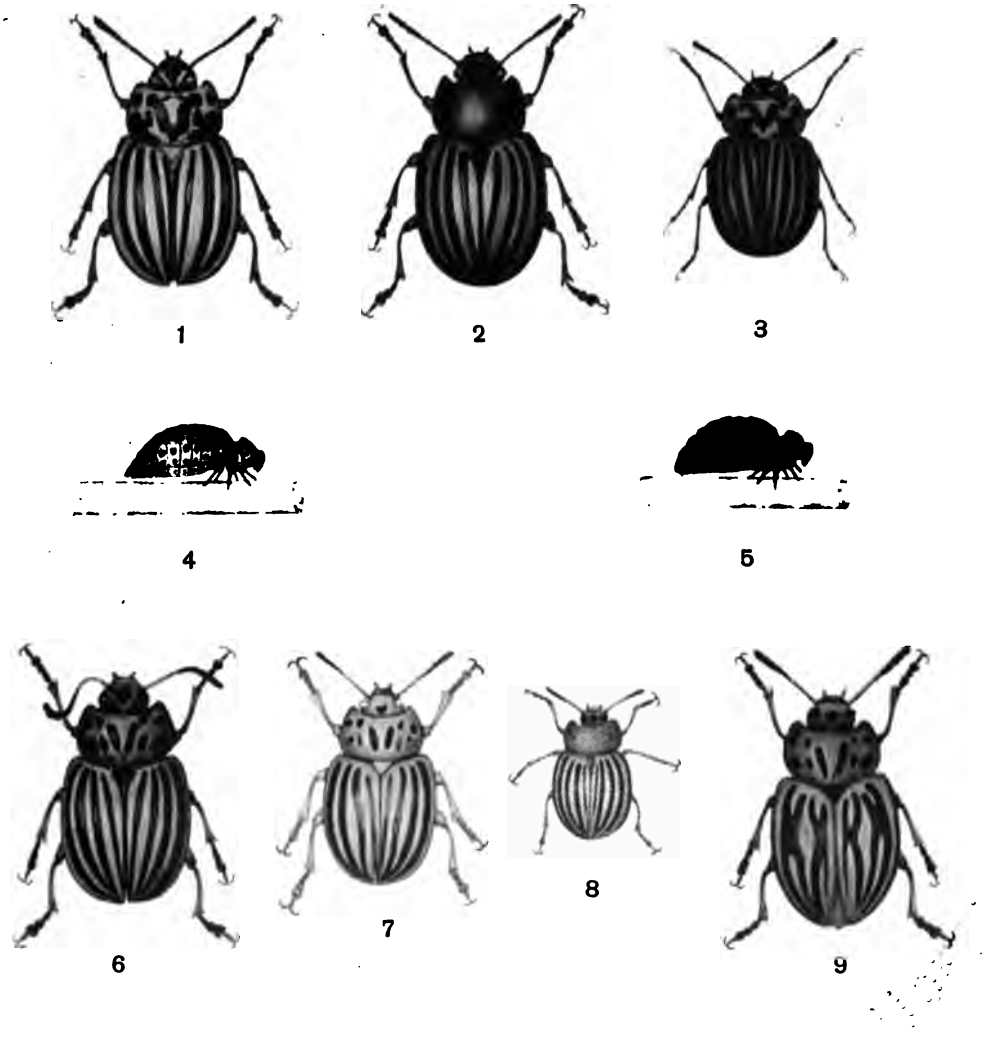
Eine genaue Untersuchung der Mutationserscheinungen, die wirklich allen Ansprüchen der modernen exakten Vererbungslehre genügt, ist eine der wichtigsten Aufgaben der nächsten Jahre.

Nur auf die Besprechung der Ursachen der Mutationen wollen wir noch einige Minuten verwenden.

Aus welchen Gründen eine Mutation erfolgt ist, wissen wir meistens nicht. Die große Mehrzahl aller beobachteten Mutationen ist „spontan" erfolgt, d. h. mit anderen Worten natürlich nur: „wir wissen nicht warum und wie".

Man hat nun aber doch in den letzten Jahren eine ganze Reihe von Beobachtungen gemacht, die dafür sprechen, daß es möglich ist, durch willkürlich gesetzte Ursachen Mutationen hervorzurufen.

Digitized by Google



Mutationen in der Gattung Leptinotarsa (nach Tower)

Fig. 1. L. multitaeniata
„ 2. „ „ mut. melanothorax
„ 3. „ „ „ rubicunda
„ 4. „ „ Larve
„ 5. „ „ mut. rubicunda Larve

Fig. 6. L. decemlineata
„ 7. „ „ mut. pallida
„ 8. „ „ „ defectopunctata
„ 9. „ „ „ tortuosa

Digitized by Google

Digitized by Google

Über sehr zahlreiche Versuche hat der amerikanische Zoologe TOWER (368) berichtet. Er experimentierte mit dem Kolorado-Käfer und einigen verwandten Arten, also mit Käfern aus der Familie der *Chrysomeliden*-Gattung *Leptinotarsa*.

Wir wollen hier des Näheren TOWERS Versuche mit *L. decemlineata* betrachten. Wie wir schon in Vorl. III gehört haben, ist die Farbe dieser Käfer ziemlich weitgehend modifizierbar durch Temperatur- und andere Außeneinwirkungen. Diese Modifikationen sind aber nicht erblich.

Wenn man diesen Käfer in sehr großer Individuenzahl kultiviert, dann findet man auch einzelne Mutationen. TOWER hat eine ganze Reihe davon beobachtet und beschrieben, einige sind auf Taf. IV abgebildet. Diese Mutationen treten freilich ziemlich selten auf, höchstens eine Mutation auf 6000 unmutierte Tiere, wahrscheinlich ist die Häufigkeit sogar noch geringer. Auch hier sind alle, soweit sie daraufhin untersucht sind, ganz typische Verlust-Mutationen, die jeweils auf dem Verlust nur einer einzigen Erbeinheit beruhen.

Das Auftreten der Mutation kann hier nun ganz zweifellos durch bestimmte Außeneinflüsse ausgelöst werden. Ich beschreibe direkt einen von TOWER angestellten Versuch:

Aus einer sonst konstanten Zucht von *Leptinotarsa decemlineata* wurden 4 Männchen und 4 Weibchen für einige Zeit bei einer sehr hohen Temperatur (35° C), großer Trockenheit (45% relative Feuchtigkeit) und niederem Luftdruck (20 inches) gehalten. Die 4 Pärchen produzierten in dieser Kulturperiode dreimal Eier[1]). Daraufhin wurden dieselben 4 Pärchen wieder in die normalen Kulturbedingungen zurückgebracht und legten hier auch noch zweimal Eier ab. Der ganze Reifungsprozeß, die Befruchtung und Ablage der ersten 3 Serien von Eiern hatten sich also unter den extremem Kulturbedingungen vollzogen, während die letzten beiden Serien von Eiern unter normalen Bedingungen sich entwickelt hatten.

Aus den Eiern, die unter normalen Bedingungen gebildet waren, gingen ganz ausschließlich reine typische *L. decemlineata* hervor, die auch weiterhin konstant waren.

Aus den Eiern aber, die sich unter den extremen Bedingungen entwickelt hatten, gingen 96 Käfer hervor und davon gehörten 82 zu der Mutation *L. d. pallida* (Taf. VI Fig. 7), 2 zu der Mutation *L. d. immaculothorax* und 14 waren typische unveränderte *L. decemlineata* (Fig. VI Taf. 6). Diese Mutanten starben unglücklicherweise größten-

[1]) *Leptinotarsa* legt Eier portionsweise, mit längeren Zwischenpausen.

Digitized by Google

Es scheint danach fast so, als ob die Entstehung der grünen Flecken und ebenso der grünen Äste in einer *variegata*-Pflanze darauf beruht, daß ab und zu in den ursprünglich rein gelblich-grünen Pflanzen einzelne Zellen den Grünfaktor plötzlich in sich entstehen ließen. Geht aus einer so grün gewordenen Zelle nur ein kleiner Zellenkomplex hervor, so gibt es einen kleinen grünen Fleck, wenn aber eine solche grün gewordene Zelle gerade einen Vegetationspunkt aus sich entstehen läßt, dann geht daraus ein ganzer grüner Ast hervor. Im Grunde genommen wäre danach das Entstehen der grünen Zellkomplexe nichts weiter, als ein ungemein gehäuftes Entstehen von Mutationen, wobei ein Faktor **einmal** in einer Pflanze, die ihn bis dahin nicht hatte, entsteht.

Wahrscheinlich ist die Sachlage aber doch eine andere, sehr viel kompliziertere. Um völlige Neuentstehungen einer bestimmten Erbeinheit handelt es sich kaum, sondern wohl nur um den Übergang eines schon vorhandenen Faktors in einen anderen „Zustand". Sehr wahrscheinlich werden wir nämlich außer „Presence" und „Absence" eines Faktors noch einen dritten Zustand annehmen müssen. — Doch diese Fragen sind noch nicht spruchreif.

Fassen wir das Wenige zusammen, was wir über Mutationen wissen, so wäre dies etwa folgendes:

Die große Mehrzahl der Mutationen, die genau untersucht sind, beruht einfach auf dem Verlust jeweils einer einzigen mendelnden Erbeinheit. Ganz sichere Fälle, wo eine oder mehrere Erbeinheiten **neu** entstanden sind, oder wo mehrere unabhängig mendelnde Erbeinheiten **gleichzeitig** verloren gegangen sind, kennen wir heute noch nicht.

Außer diesen Mutationen, die bei sehr verschiedenen Pflanzen- und Tierarten beobachtet worden sind, gibt es nun bei einzelnen Arten, z. B. bei *Oenothera Lamarckiana* noch eine andere Art von Mutationen, die vorläufig noch nicht recht verständlich sind, und bei denen es sich vielleicht um etwas ganz prinzipiell anderes handelt.

Über die Häufigkeit, in der die Mutationen der ersten Art vorkommen, wissen wir gar nichts. Daß ziemlich wenige, höchstens eine auf tausend Individuen etwa, in den Versuchen gefunden werden, beruht wohl in der Hauptsache darauf, daß die große Mehrzahl der vorkommenden „kleinen" Mutationen einfach übersehen wird.

Digitized by Google

Das, was wir vorläufig Mutationen nennen, ist sicher nichts Einheitliches. Mutation in dem Sinne, wie wir den Begriff definiert haben, ist ein vorläufiger Name für verschiedene Dinge, die allerdings wohl eine Reihe gemeinsamer Züge haben.

Vorlesung XII

Speziesbastarde. — Pseudogamie.

Die Vererbungsgesetze, die wir bisher kennen gelernt haben, gelten zunächst nur, wenn die gekreuzten Organismen nächstverwandt sind, zu einer „Spezies" gehören. Wie liegt aber die Sache, wenn wir Individuen kreuzen, die nicht zur gleichen Spezies gehören? — Bekannt ist darüber zwar sehr vielerlei, aber doch nichts rechtes, multa aber nicht multum. Kreuzungsversuche zwischen verschiedenen Arten sind unendlich viele gemacht worden, aber genau untersucht sind fast gar keine, vor allem keine Kreuzungen zwischen verschiedenen Tierarten.

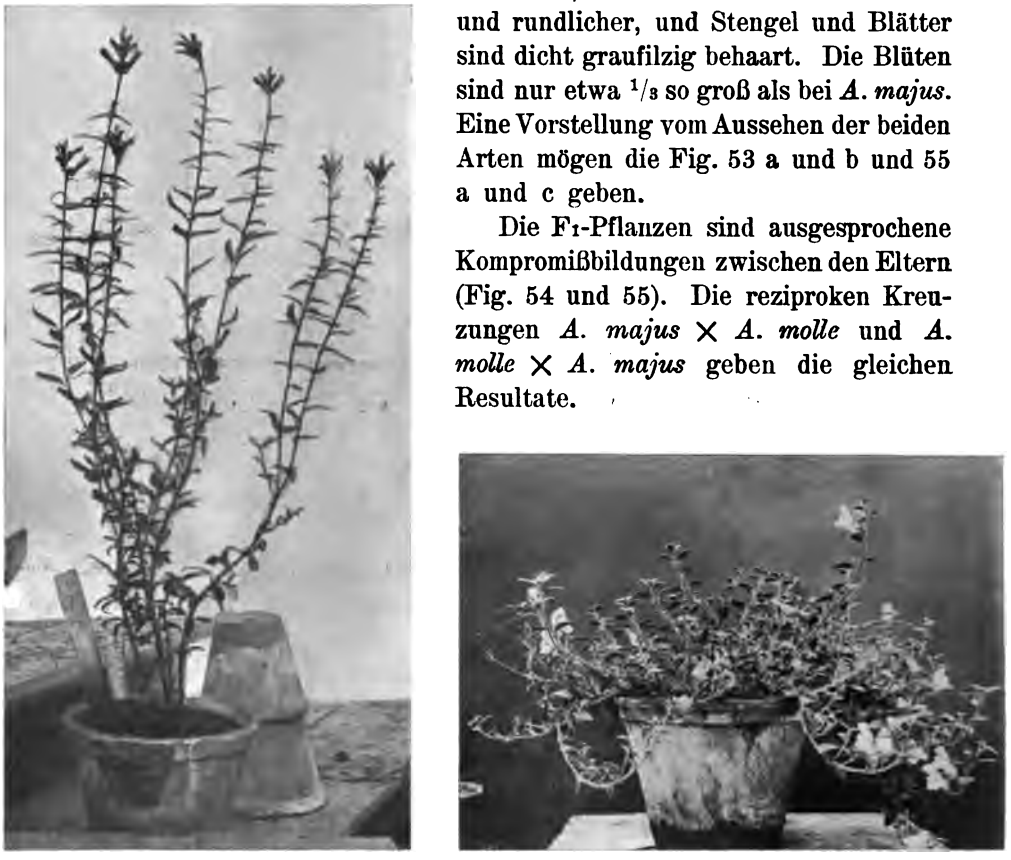
Wir hatten gehört, daß bei den daraufhin einigermaßen gründlich untersuchten Pflanzenarten die große Mehrzahl der Unterschiede zwischen den verschiedenen Sippen einer Spezies nur auf mendelnden Erbeinheiten beruht, nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird. Es sieht heute fast so aus, als ob dieser Satz auch für die Unterschiede zwischen verschiedenen Spezies Geltung habe. Es gibt jedenfalls Arten, die bei Kreuzungen zunächst in F_1 eine Kompromißbildung ergeben, und die dann in F_2 in ganz ungemein komplizierter Weise aufspalten. Freilich ist in allen bisher untersuchten Fällen die Spaltung so kompliziert, es liegen so viele selbständigen Faktoren vor, daß eine Analyse noch nicht möglich war.

Wenn man Sippen kreuzt, die sich in etwa 5 Erbeinheiten unterscheiden (vergl. den auf Taf. V dargestellten Fall), dann ist F_2 auch schon sehr bunt zusammengesetzt, aber im Vergleich mit der komplizierten Aufspaltung mancher Artbastarde will das noch gar nichts heißen. Ich habe öfters F_2-Generationen von Artkreuzungen beobachtet, wo es nicht möglich war, unter hunderten von Pflanzen auch nur zwei zu finden, die sicher einander einigermaßen gleich waren, in ein und dieselbe Kategorie gehören konnten. Selbstverständlich bleiben die in F_2 auftretenden verschiedenen Typen nicht bloß innerhalb der Grenze der beiden gekreuzten Elternformen, sondern sehr häufig gehen sie weit darüber hinaus.

Digitized by Google

Betrachten wir einmal eine Spezies-Kreuzung bei *Antirrhinum*. Es gibt in dieser Gattung morphologisch sehr stark verschiedene Arten, die sich sehr leicht kreuzen lassen und völlig fertile Bastarde geben. Das gilt z. B. für die beiden Arten *A. majus* und *A. molle*. Diese letztere Art ist sehr deutlich von *A. majus* verschieden. Die Pflanze ist stark verzweigt, die Stengel sind niederliegend, fast am Boden hinkriechend, die Blätter sind viel kleiner und rundlicher, und Stengel und Blätter sind dicht graufilzig behaart. Die Blüten sind nur etwa $^1/_3$ so groß als bei *A. majus*. Eine Vorstellung vom Aussehen der beiden Arten mögen die Fig. 53 a und b und 55 a und c geben.

Die F_1-Pflanzen sind ausgesprochene Kompromißbildungen zwischen den Eltern (Fig. 54 und 55). Die reziproken Kreuzungen *A. majus* × *A. molle* und *A. molle* × *A. majus* geben die gleichen Resultate.



a b

Fig. 53. Habitusbilder von *Antirrhinum majus* (a) und *A. molle* (b).

Die verschiedenen F_1-Pflanzen sind einander zwar sehr ähnlich, aber nicht völlig gleich, das liegt, soviel ich heute übersehen kann, daran, daß die zu der Kreuzung verwendeten Individuen von *A. molle* nicht in jeder Hinsicht homozygotisch, sondern ziemlich kompliziert heterozygotisch sind. *A. molle* besteht, wie alle überhaupt untersuchten Pflanzen- oder Tier-„Spezies“ aus einer Unmenge kleinster Unterarten,

Digitized by Google

aber da *A. molle* sich immer nur durch Fremdbestäubung fortpflanzt[1]), sind die Unterarten bunt durcheinandergekreuzt. Die morphologischen Unterschiede zwischen diesen Unterarten sind nicht sehr groß, beeinflussen die Stärke der Behaarung, bedingen kleine Unterschiede in der Blütenfarbe, in der Größe der Blätter usw.

Fig. 54. F_1-Bastard zwischen *A. molle* und *A. majus* (Fig. 53).

Die F_1-Pflanzen der Kreuzung *A. majus* × *A. molle* und *A. molle* × *A. majus* sind völlig fertil und zwar auch mit eigenen Pollen, so wie der *majus*-Elter. F_2 ist in jeder Hinsicht ganz erstaunlich verschiedenartig. Das gilt für Wuchsform, für Blattform, für Behaarung, Blütengröße, Blütenform, ferner auch für physiologische Eigenschaften, wie Selbstfertilität, Brüchigkeit der Stengel usw.

Einige verschiedene Wuchstypen aus einer solchen F_2-Generation stellt Fig. 56 dar, einige verschiedene Blütenformen Fig. 57 und 58. Besonders die Abbildung 57 zeigt deutlich, wie sehr die Formenmannigfaltigkeit die Grenze der beiden Stammarten überschreitet. Blütenformen wie die in Fig. 57 g—m dargestellten kommen weder bei *A. majus* noch bei *A. molle*, ja sogar überhaupt bei keiner anderen *Antirrhinum*-Spezies vor, und wir finden ähnliche Formen nur in ganz anderen *Scrophulariaceen*-**Gattungen.**

a b c

Fig. 55. Blüten von *A. molle* (a), *A. majus* (c) und von deren Bastard (b). Man beachte: *A. molle* hat einen langen Blütenstiel, *A. majus* einen kurzen, der Bastard einen ungefähr intermediären, und ebenso ist in allen übrigen Merkmalen der Bastard ungefähr intermediär, so in Größe, in Form der Kelchzipfel usw.

[1]) Die Spezies ist streng selbststeril. Bestäubung der Narben mit eigenen Pollen gibt nie Fruchtansatz. Wenn man gleichzeitig mit eigenen Pollen und mit Pollen ganz anderer Spezies bestäubt, bekommt man nur Bastarde.

Digitized by Google

Die in Fig. 57 u. 58 dargestellten verschiedenen Typen von Blütenformen sind längst nicht alle in einer solchen Generation vorkommende, und irgendwie scharfe Grenzen zwischen den einzelnen Kategorien sind nicht erkennbar. Durchsucht man ein F_2-Beet genau, so ist es leicht, Individuen zu finden mit einer Blütenform, die z. B. ziemlich genau intermediär zwischen Fig. 57k und 57f ist usw.

Je nach der Beschaffenheit der für eine solche Kreuzung verwendeten Rasse von *A. majus* ist natürlich im einzelnen sowohl das Aussehen der F_1-Generation, als vor allem auch die Zusammensetzung der F_2-Generation sehr verschieden. Eine Kreuzung zwischen einer

Fig. 56. Einige herausgegriffene Pflanzen aus F_2 der Kreuzung *A. majus* × *A. molle*. Sehr große Verschiedenheiten in Wuchs, Verzweigung, Blattgröße usw.

pelorischen Rasse von *A. majus* und *A. molle* ist in den Fig. 59 und 60 dargestellt. Die F_1-Pflanzen haben hier völlig normale Blüten, aber in F_2 mendeln hier nun neben allen den anderen Unterschieden in der Blütenform auch noch pelorische Blüten heraus, und zwar ziemlich genau $^1/_4$ aller F_2-Pflanzen hat radiär pelorische Blüten, die untereinander freilich in Größe, Farbe und in Einzelheiten der Form — Länge der Röhre z. B. — sehr ungleich sind.

Man kann daraus in bezug auf den Faktor E, der normale Blütenform bedingt (vergl. Vorles. V Seite 74), sehen, daß eine ganz regelrechte Mendelspaltung erfolgt. *A. molle* hat nach dem Ergebnis dieses Kreuzungsversuches ganz offenbar EE in seiner Erbformel.

Wenn man in ähnlicher Weise andere bekannte Faktoren von

Digitized by Google

Fig. 57. Einige verschiedene Blütentypen aus F_2 der in Fig. 55 abgebildeten Kreuzung *A. majus* × *A. molle*. Jede Blüte ist von einer anderen Pflanze genommen. (Die Blüten ein und derselben Pflanze sind untereinander gleich.) Man sieht sehr schön, wie Blütenform und Stiellänge unabhängig mendeln. Die Länge des Blütenstiels hängt ferner hier sicher von mehreren Faktoren ab, die voneinander unabhängig sind, es treten kurze (d, e, m) und lange (a), sowie sehr verschieden lange, quasi intermediäre Stiele auf. Eine ungefähre Auszählung eines Beetes ergab, daß sehr kurze und sehr lange Blütenstiele selten vorkommen, mittellange aber viel häufiger. Danach liegen hier die Verhältnisse wohl ähnlich wie bei der S. 170 besprochenen Ohrlänge der Kaninchen.

Digitized by Google

A. majus betrachtet, z. B. den Faktor **A** (der das Chamoisrosa zu rot macht), so findet man, daß auch dieser Faktor in dieser Artkreuzung regelrecht mendelt, und zwar ist offenbar *A. molle* **AA**. Wenn man eine **aa**-*majus*, d. h. eine chamoisrosa Pflanze mit *A. molle* kreuzt, dann haben die F_1-Pflanzen den „rot"-Ton, aber in F_2 spalten wieder ungefähr $^1/_4$ chamoisrosa Pflanzen heraus. Im einzelnen ist freilich die Verteilung der Farbe in den Blumenblättern und die Zeichnung sehr verschieden, homogen gefärbt, picturatum, geadert usw., aber eben wenn wir nur den Farbenton betrachten, dann haben $^1/_4$ der Pflanzen den Farbenton, der für **aa** charakteristisch ist, also „Chamoisrosa", und $^3/_4$ der Pflanzen den für **Aa** und **AA** charakteristischen Farbenton des „Rot".

Fig. 58. Blüte einer Geschwisterpflanze von den in Fig. 57 abgebildeten. Sonderbare bartartige Fortsätze an der Unterlippe, die sonst bei keiner *Antirrhinum*-Spezies vorkommen.

Man kann auf diese Weise für eine ganze Reihe von Faktoren, die für *A. majus* schon bekannt sind, feststellen, ob sie in *A. molle* enthalten sind oder nicht. Ich weiß, daß *A. molle* sicher **FFDDAAIIEE** in seiner Formel hat, und es ist wohl nur eine Frage der Zeit, daß auf diese Weise eine Analyse der Spezies *A. molle* durchführbar ist. Aber freilich lange Zeit und sehr viele Arbeit wird eine solche Analyse kosten.

Interessant ist es, daß auch die Selbstfertilität nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird: *A. majus* ist selbstfertil, *A. molle* ist selbststeril, F_1 ist selbstfertil, und F_2 besteht aus selbstfertilen (Mehrzahl[1])) und selbststerilen Pflanzen (Minderzahl).

Nicht spaltende Unterschiede zwischen den beiden Spezies werden sich wohl auch einige finden, aber eine größere Rolle spielen nicht spaltende Unterschiede nach meiner Erfahrung hier nicht und ebenso wenig auch in allen anderen Spezies und Gattungen, mit denen ich eigene Erfahrung gesammelt habe, wie *Dianthus* (Nelken), *Aquilegia* (Akelei), *Melandrium* usw.

So mendelt ferner wohl sicher der Bastard *Mirabilis Jalapa* × *Mirabilis longiflora*, über den besonders CORRENS (88 S. 312) experimentiert hat, nach allem, was man heute weiß, vollständig auf. Über sehr hübsche Beobachtungen, die zeigen, daß auch Bastarde zwischen *Lappa officinalis* und *L. tomentosa* (Kletten) sehr verwickelt aufspalten, hat

[1]) Eine genaue Zählung habe ich bisher nicht ausgeführt.

Digitized by Google

ganz neulich H. NILSSON (262a) berichtet. Fertig durchgeführt ist freilich die Analyse auch hier noch längst nicht.

Man hat wohl auch bisher in keinem einzigen Falle von solchen Artkreuzungen in F_2 Pflanzen gefunden, die völlig mit dem einen Elter übereinstimmen. Theoretisch ist ja zu erwarten, daß, wenn eine regelrechte Spaltung erfolgt, dann auch wieder neben vielen anderen

a b c

Fig. 59. a Blüte von *A. molle*, b von einer pelorischen (oe) Rasse von *A. majus*. c Bastard zwischen a und b.

Kombinationen von Merkmalen diejenigen Kombinationen herausmendeln, welche in den P_1-Pflanzen gegeben waren. Aber wenn eine Spaltung mit sehr vielen selbständig mendelnden Erbeinheiten vorliegt, dann ist natürlich die Zahl der in F_2 möglichen Neukombinationen eine ungeheuer große, und nur wenn man mit einem riesigen Material arbeitet, wird man erwarten können, daß auch alle diese mög-

Digitized by Google

lichen Kombinationen im Versuche gefunden werden. Wenn wir nur annehmen, daß *A. majus* und *A. molle* sich in 20 Faktoren unterscheiden — welche Zahl wohl eher zu niedrig geschätzt ist als zu hoch — so werden in F_2 über eine Million Millionen Kombinationen möglich sein, und nur **eine** davon wäre genau die in dem einen Elter verkörperte! Daß man in derartigen F_2-Generationen nach Artkreuzungen die reinen Stammarten nicht wiederfindet, ist demnach durchaus nicht wunderbar. Pflanzen, die dem einen oder dem anderen Elter sehr ähnlich sind, findet man dagegen öfters. Z. B. aus der Kreuzung zwischen einem gelben *A. majus* und *A. molle* habe ich in F_2 Pflanzen bekommen, die ich anstandslos als reines *A. majus* hätte passieren lassen, wenn ich nicht ihre Herkunft gekannt hätte. Wie weit diese Pflanzen aber in F_3 konstant bleiben, ist eine andere, noch nicht entschiedene Frage.

Fig. 60. Einige Blütentypen aus F_2 der in Fig. 59 abgebildeten Kreuzung. Ungefähr ein Viertel aller F_2-Pflanzen hat pelorische Blüten.

Daß viele Spezies-bastarde in F_2 ganz auffällig „inkonstant" sind, daß hier allerhand verschiedene Typen auftreten, welche verschiedenerlei Kombinationen der Merkmale der gekreuzten Arten verkörpern, ist übrigens auch schon früher manchen Botanikern aufgefallen. Ganz interessant sind in dieser Hinsicht heute noch Kreuzungsversuche zwischen *Linaria vulgaris* und *Linaria purpurea*, die anfangs der 60er Jahre des vergangenen Jahrhunderts der französische Botaniker NAUDIN (259) angestellt hat. NAUDIN ist mit seinen Versuchen der Entdeckung der Spaltungsgesetze sehr nahe gekommen, er hat aber die Gesetzmäßigkeit nur „geahnt", für eine genaue Analyse waren diese Spezieskreuzungen viel zu kompliziert.

Digitized by Google

Man findet nun in der Literatur ungemein häufig die Angabe, daß Kreuzungen zwischen verschiedenen Spezies eine ungefähr intermediäre F_1-Generation geben, die dann in allen späteren Generationen

a

b

c

Fig. 61. *Dianthus Armeria* (a), *D. deltoides* (b) und der Bastard (c).

Digitized by Google

konstant bleibt. Diese Angabe ist aber in ihrer Verallgemeinerung sicher falsch, basiert nur auf ganz ungenügenden Beobachtungen. So soll die Kreuzung zwischen den beiden bei uns einheimischen wilden Nelkenarten *Dianthus Armeria* und *Dianthus deltoides* nach einer viel zitierten Angabe von GÄRTNER (140) einen intermediären, weiterhin konstanten Bastard geben. Wenn man F_2 in wenigen, etwa 30—40 Individuen zieht, dann könnte man vielleicht zu einer derartigen Auffassung kommen, aber in Wirklichkeit erfolgt auch hier eine ganz regelrechte Spaltung.

a b c

Fig. 62. Obere Reihe: *Dianthus deltoides* (a), *D. Armeria* (c), *Dianthus Armeria* × *D. deltoides* (b).
Untere Reihe: Verschiedene in F_2 dieser Kreuzung auftretende Typen.

Fig. 61 zeigt die beiden Stammarten und den F_1-Bastard. F_2 der Kreuzung besteht nach noch nicht veröffentlichten Untersuchungen von G. WICHLER aus einer unübersehbaren Anzahl von verschiedenen Kombinationen zwischen den Merkmalen der Eltern. Blütenform, Blütenfarbe, Verzweigungstypus, der Winkel, in dem die Seitenzweige abgehen, Blattlänge, Blattbreite, Behaarung usw., alles spaltet unabhängig und ergibt eine so große Zahl von Neukombinationen, daß man durch Isolation einzelner Typen Dutzende von Arten fabrizieren könnte, wenn man wollte, die ebenso sehr voneinander verschieden sind wie eine ganze Reihe wilder „guter" *Dianthus*-Arten. Einige solche junge F_2-Pflanzen, verglichen mit P_1 und F_1 im gleichen Alter, zeigt Fig. 62. Freilich die übergroße Mehrzahl dieser in F_2 zu findenden

Digitized by Google

Kombinationen sieht sehr ähnlich aus wie die F_1-Pflanzen, und wenn man F_2 in geringer Individuenzahl zieht, gewinnt man leicht den Eindruck, als ob F_2 genau so aussähe wie F_1, d. h. als ob hier ein konstanter Bastard vorläge.

Sieht man zu, auf was für Versuchen alle die älteren Angaben über konstante intermediäre Bastarde beruhen, so wird man erkennen, daß heute kaum eine einzige von diesen Angaben noch Beweiskraft hat. Wenn F_2 nicht in sehr großer Individuenzahl — einige 1000 Individuen — gezogen ist, dann ist ein Urteil, daß **keine** Spaltung vorliege, nicht zulässig. Vor allem der Umstand, daß die Zahl der mendelnden Erbeinheiten sehr **groß** sein kann auch bei nur **kleinen** morphologischen Unterschieden zwischen den gekreuzten Spezies, kann die Erkennung einer Spaltung fast unmöglich machen.

Wir müssen deshalb alle Angaben über sofort konstante, d. h. nicht spaltende Spezies-Bastarde mit der größten Skepsis aufnehmen.

Diese Skepsis wird noch berechtigter dadurch, daß einige wirklich nicht spaltende Spezies-Bastarde in den letzten Jahren eine überraschende Erklärung gefunden haben, quasi Ausnahmen sind, welche die Regel bestätigen. Solche sicher nicht spaltende Spezies-Bastarde gibt es z. B. in der Gattung *Hieracium* (Habichtskräuter, aus der Familie *Compositae*). Diese *Hieracien* haben nach neuen Untersuchungen von OSTENFELD (268—270), ROSENBERG (300, 302) u. a. zum Teil sehr eigenartige Fortpflanzungsverhältnisse. Manche Spezies bilden zweierlei Arten von Eizellen aus, nämlich normale mit reduzierter Chromosomenzahl, die sich nur entwickeln, wenn sich mit ihnen ein männlicher Kern vereinigt hat, und eine zweite Art von Eizellen mit nicht reduzierter diploder Chromosomenzahl, die sich parthenogenetisch, d. h. ohne Befruchtung, ohne Verschmelzung mit einer männlichen Sexualzelle entwickeln.

Diese Verhältnisse haben eigenartige Konsequenzen. Kastriert man bei einer solchen Spezies, z. B. *Hieracium pilosella* alle Blüten eines Blütenköpfchens, d. h. schneidet man vor der Bestäubung alle Antheren und Narben ab, so bekommt man trotzdem Samen, die gut keimen und reines *H. pilosella* ergeben. Bestäubt man aber eine solche Spezies künstlich mit Pollen einer anderen Art, so bekommt man zweierlei Sämlinge, erstens reine *H. pilosella*, die offenbar aus den parthenogenetischen diploden Eiern hervorgegangen sind, und zweitens Bastarde aus den normalen haploden Eiern.

Diese Bastarde sind zweifellos weiterhin völlig konstant. Eine genaue Untersuchung hat aber gezeigt, daß diese Bastarde überhaupt nur parthenogenetische, diplode entwickelungsfähige Eizellen entwickeln, sich

Digitized by Google

also ausschließlich nur aus diesen fortpflanzen. Daß dann keine Mendelspaltung erfolgt, ist nicht wunderbar, da nach allem, was wir wissen, die Spaltung bei der Reduktionsteilung vor sich geht. Es liegt bei den *Hieracium*-Bastarden gewissermaßen ein Spezialfall einer vegetativen Vermehrung vor, und bei vegetativen Vermehrungen sind ja alle sonst spaltenden Bastarde konstant. Man kann die kompliziertesten Heterozygoten bei *Antirrhinum*, *Pelargonium* usw. vegetativ, durch Stecklinge massenhaft vermehren, eine Spaltung erfolgt dabei nie[1]).

Außer für *Hieracium*-Bastarde wird auch für verschiedene andere Spezies-Bastarde angegeben, daß sie nicht spalten, sondern in ganz anderer Weise vererben. Äußerste Skepsis ist allen diesen Angaben gegenüber am Platze. Das soll natürlich kein Vorwurf gegen die Autoren sein, an der Richtigkeit der Beobachtung ist kein Zweifel, aber es ist sehr die Frage, ob diese „nicht spaltenden" Bastarde bei einer sehr eingehenden Analyse mit sehr viel größerem Materiale nicht doch im ganz anderen Lichte erscheinen werden.

Um ein Bild von der Mannigfaltigkeit der Vererbungsverhältnisse bei solchen Spezies-Bastarden zu geben, will ich kurz einige Tatsachen mitteilen. Man kann eine ganze Reihe von verschiedenen Typen unterscheiden, z. B.

Typus 1. Eine Spezies A und eine Spezies B geben in den beiden reziproken Kreuzungen eine Form C, die ungefähr eine Mittelbildung zwischen den Eltern darstellt. Diese Form C bleibt bei weiterer Fortpflanzung konstant, spaltet nicht.

Nach diesem Schema soll sich der Bastard zwischen den beiden Nelkenarten *Dianthus barbatus* und *D. superbus* verhalten. Aber auch für den Bastard *Dianthus Armeria* × *D. deltoides*, der, wie wir vorhin gehört haben, sicher spaltet, wird in der älteren Literatur eine solche Konstanz angegeben! Einen wirklich sicher hierher gehörenden Fall kenne ich nicht.

Typus 2. Eine Spezies A als Weibchen gibt, gekreuzt mit einer Spezies B als Männchen, eine Form C, die ungefähr intermediär ist und die reziproke Kreuzung, Spezies B als Weibchen, Spezies A als Männchen, gibt eine andere Zwischenform D. Die Deszendenz von C so-

---

[1]) In der Literatur findet sich häufig die Angabe, daß mendelnde Bastarde auch ab und zu vegetativ aufmendeln sollten. Ich kenne keinen einzigen sicheren Fall. Das öfters nach DE VRIES (395) zitierte Beispiel, daß ein blau blühender Bastard zwischen einer blauen und einer weißen *Veronica* einen rein weißen Ast gebildet hat, ist viel wahrscheinlicher als eine Verlustmutation zu deuten, die eben zufällig in einem Bastard vor sich ging. Ich selbst habe in meinen sehr umfangreichen Kulturen mit verschiedenen Pflanzen nie einen Fall von vegetativem Mendeln eines Bastardes gesehen!

Digitized by Google

wohl wie von D ist eine dritte Form E, die dann weiterhin konstant bleibt. Beschrieben wird ein solcher Modus für *Malva*-Bastarde von HEDLUND (170).

Typus 3. Eine Spezies A als Weibchen gibt gekreuzt mit einer Spezies B als Männchen eine Form C, und die reziproke Kreuzung gibt eine deutlich verschiedene Form D. Diese beiden Typen C und D erweisen sich weiterhin als völlig konstant. Man erhält durch die reziproken Kreuzungen der Arten A und B direkt zwei neue Arten C und D, die beide sofort konstant sind. So liegen nach den Angaben von DE VRIES (395) die Verhältnisse bei der Kreuzung von *Oenothera biennis* und *Oe. muricata*[1]).

Typus 4. Eine Spezies A als Weibchen gibt gekreuzt mit einer Spezies B als Männchen zwei deutlich verschiedene Formen C und D, und die reziproke Kreuzung gibt ebenfalls die gleichen zwei Formen C und D. Beide neuen Formen sind weiterhin konstant. Beschrieben wird ein solcher Fall von DE VRIES (398) für die Kreuzung von *Oenothera Lamarckiana* mit *Oe. strigosa*.

Derartige Typen ließen sich noch manche aufstellen, besonders bei Kreuzungen zwischen verschiedenen *Oenothera*-Arten hat DE VRIES (398, 400—402) eine ganze Reihe weiterer Typen gefunden. Irgendwie verständlich sind alle diese Erscheinungen aber vorläufig nicht, und wie gesagt, müßten viele von diesen Versuchen, wenn nicht alle, mit sehr viel größerem Material ausgeführt werden, wenn sie wirklich einwandsfrei sein sollten.

Noch weniger als über Bastarde zwischen Pflanzenspezies sind wir über Artbastarde bei Tieren unterrichtet. Es sind zwar auch hier zahllose Artbastarde gelegentlich beobachtet oder auch künstlich erzeugt worden, aber eine auch nur einigermaßen genügende F_2-Analyse ist nie durchgeführt, ja überhaupt nie versucht worden.

Sehr zahlreiche Angaben über Artbastarde bei Tieren sind von ACKERMANN (1) gesammelt und übersichtlich zusammengestellt worden. Eine analoge Zusammenstellung von fremden und eigenen Beobachtungen über Artbastarde bei Pflanzen hat FOCKE (136) gegeben. Ferner sei hier auch auf das noch immer lesenswerte ähnliche ältere Buch von GÄRTNER (140) verwiesen. Heute liegt der Hauptwert dieser Bücher darin, daß sie zu systematischen Versuchen anregen und wertvolle Fingerzeige geben, mit was für Objekten man mit Aussicht auf Erfolg arbeiten kann.

[1]) Nach meinen eigenen (unveröffentlichten) Beobachtungen ist aber auch hier F_2 nicht einheitlich, das ist aber nur zu sehen, wenn man F_2 in sehr großer Individuenzahl zieht. Die *Oe. biennis* und die *Oe. muricata*, die ich verwendete, stammen von wilden Pflanzen aus der Umgebung von Berlin.

Digitized by Google

Daß alle diese sonderbaren vorläufig unverständlichen Erscheinungen, die man an Speziesbastarden beobachtete, ausschließlich auf mehr oder weniger komplizierten Mendelspaltungen beruhen, ist nicht wahrscheinlich. Wahrscheinlich wird sich ergeben, daß ein Teil der Verschiedenheiten zwischen Spezies in anderer Weise vererbt wird, aber wie und nach welchen Gesetzen, das müssen erst eingehende weitere Untersuchungen zeigen. Das ganze Gebiet der Spezies-Bastarde ist noch sehr wenig von neuen Gesichtspunkten aus bearbeitet. Auch hier liegt ein Gebiet vor uns, auf dem in den nächsten Jahren wohl eifrig gearbeitet werden wird.

Der Analyse von manchen Spezies-Kreuzungen stehen sehr viele, fast unüberwindliche Hemmnisse entgegen, ganz abgesehen von den großen Individuenzahlen, mit denen man hier arbeiten muß, und abgesehen von der großen Zahl von mendelnden Faktoren, die wohl meistens dabei vorliegen.

Diese Hemmnisse entstehen aus der oft sehr geringen Fruchtbarkeit vieler Spezies-Bastarde und aus der Schwierigkeit, überhaupt die Kreuzung auszuführen.

Spezies-Bastarde finden sich in der Natur nicht gerade häufig, auch nicht zwischen Spezies, die sich künstlich leicht kreuzen lassen. Das hat im einzelnen sehr verschiedene Ursachen, es seien hier nur wenige davon genannt. Bei den Schmetterlingen z. B. finden die Männchen die begattungsbedürftigen Weibchen durch den Geruch, und offenbar sind diese Düfte der Weibchen auch bei nahe verwandten Arten sehr verschieden. Die Männchen der einen Art finden also die Weibchen der anderen Art für gewöhnlich nicht, ja sie werden unter Umständen sogar durch den fremden Geruch direkt abgeschreckt, obwohl, wie der Versuch zeigt, eine Begattung erfolgen kann und auch Nachkommenschaft ergibt. Hübsche Beobachtungen hierüber hat z. B. STANDFUSS (343) mitgeteilt. Auch bei Säugetieren spielen wohl in ähnlicher Weise ausgelöste instinktive Abneigungen zwischen den Angehörigen zweier Spezies eine große Rolle. Man kann aber künstlich, durch Injektion von Sperma in die weiblichen Genitalien Bastarde zwischen Tieren bekommen, die sich selbst aktiv nicht begatten wollen, z. B. zwischen Maus und Ratte (IWANOFF (194)). Ferner können Unterschiede in der Form der Sexualorgane eine Kopulation unmöglich machen z. B. bei Käfern. Bei Pflanzen können ungleiche Blütezeit — eine Spezies blüht am Tage, die andere Nachts, die eine im April, die andere im Juli — die Ursache sein, daß natürliche Bastarde fast nie gefunden werden.

Digitized by Google

Behebt man in allen diesen Fällen das erst einmal erkannte Hemmnis künstlich, dann ist es oft gar nicht sehr schwierig, doch Bastarde zu erzielen. Im einzelnen wird natürlich der modus procedendi in jedem Falle verschieden sein. Sehr häufig wird sich aber ergeben, daß es auch künstlich auf gar keine Weise möglich ist, Bastarde zwischen zwei Spezies zu erzielen, freilich darf man die Flinte nie zu früh ins Korn werfen, man hat oft nach vielen vergeblichen Versuchen doch auf einmal noch ganz unerwartet Erfolg. So habe ich zwischen *Antirrhinum majus* und *Antirrhinum siculum* nur ein einziges Mal einen Bastard erzielen können trotz sehr zahlreicher — etwa 100 — Kreuzungen.

Welches die Ursachen für die Unmöglichkeit einer Kreuzung trotz aller künstlichen Hilfsmittel sind, wissen wir nicht, vielleicht sind es häufig Kleinigkeiten, die eine Vereinigung der Sexualzellen verhindern, etwa kleine chemische Verschiedenheiten, die es bedingen, daß die Spermatozoiden nicht in die Eimembranen eindringen können, oder daß die Pollenschläuche den Weg zu den Eizellen nicht finden usw. Sicheres wissen wir über alle diese Dinge nicht. Vielleicht erfolgt auch in zahlreichen scheinbar ergebnislosen Kreuzungen zwar noch eine Vereinigung der verschiedenartigen Sexualzellen, aber der Embryo stirbt in ganz jungem Stadium ab. Bei der Kreuzung zwischen verschiedenen Nelkenarten scheint mir wenigstens ein derartiges Absterben der ganz jungen Embryonen zu erfolgen und Schuld an der Ergebnislosigkeit vieler Kreuzungen zu sein. Nähere Aufklärung über alle diese Fragen könnte nur eine genaue zytologische Untersuchung bringen, die aber meines Wissens bisher noch in keinem Falle ausgeführt worden ist.

Spezies, die einander morphologisch sehr ähnlich sind, die also von den Systematikern als „nahe verwandt“ bezeichnet werden, sind meist miteinander kreuzbar.

Spezies, die sich morphologisch fern stehen, etwa in verschiedene Sektionen einer Gattung gerechnet werden, oder gar verschiedenen Gattungen angehören, sind meistens wohl nicht kreuzbar. Fälle von erfolgreichen Kreuzungen zwischen Arten, die zu ganz verschiedene Familien gestellt werden, kennen wir nur sehr wenige. Von dieser Regel, daß die Stellung im System, d. h. die Verwandtschaft im Sinne der Systematiker maßgebend dafür ist, ob eine Kreuzung zwischen zwei Arten erfolgreich ist oder nicht, gibt es nun aber zahlreiche Ausnahmen.

Vor allem gibt es sehr viele Gattungen, welche leicht untereinander gekreuzt werden können. Unter den Pflanzen kennt man bei den Orchideen sehr zahlreiche Gattungs-Bastarde, und unter den Tieren bei den Fasanen und Enten, umgekehrt wieder gibt es in vielen

Digitized by Google

Gattungen, bei Pflanzen und Tieren, Spezies, die zu einer Gattungssektion gerechnet werden und die dennoch nicht kreuzbar sind.

Auch wenn eine Spezies-Kreuzung Erfolg hat, d. h. lebende Nachkommenschaft ergibt, so sind gelegentlich die Bastarde nicht kräftig und voll entwickelt. Das liegt dann wohl daran, daß die heterogenen Merkmale nicht recht harmonisch zusammenpassen. Ich habe aus der Kreuzung zwischen manchen *Abutilon*-Arten (Malvaceae), z. B. *Abutilon striatum* und *Abutilon arboreum* sonderbare verkümmerte langsam wachsende Pflanzen mit absonderlich gekrümmten unsymmetrischen Blättern bekommen.

Sehr häufig ist diese Erscheinung aber nicht. Wenn überhaupt lebende Nachkommenschaft aus einer Spezies-Kreuzung hervorgeht, dann sind die Bastarde meist mindestens ebenso kräftige Organismen wie die Eltern, oft sogar sind sie ganz auffällig kräftig und widerstandsfähig gegen allerhand Schädlichkeiten.

Fig. 63. Bastard zwischen Haushuhn und Fasanenhahn (nach POLL). *Gallus gallus* ♀ × *Phasianus colchicus* ♂.

Diese Bastarde erweisen sich aber auffallend häufig als unfähig zur geschlechtlichen Fortpflanzung, sie produzieren keine normalen Sexualzellen, sie sind ganz oder teilweise steril. Diese Sterilität bei Spezies-Bastarden ist eine längst bekannte Erscheinung, ich erinnere nur an den immer sterilen Bastard zwischen Pferd und Esel, aber ihre Ursachen sind wenig bekannt. Zunächst besteht zwischen der Sterilität der Bastarde und der systematischen Verwandtschaft der gekreuzten Arten eine deutliche Beziehung. Nächst verwandte, d. h. morphologisch sehr ähnliche Spezies geben im allgemeinen fertile Bastarde, wenig verwandte Spezies dagegen geben teilweise oder ganz sterile Bastarde. Auch die zytologische Untersuchung steriler Bastarde gibt über die Ursachen der Störung bei der Geschlechtszellenbildung keinen Aufschluß. Man findet, daß in den verschiedenen Fällen in ganz verschiedenen Stadien der Entwicklung der Sexualzellen Störungen auftreten. Speziell fällt der Eintritt der Störung durchaus nicht immer mit der Reduktionsteilung zusammen, wie man aus theoretischen Gründen hätte denken können. (TISCHLER (364—367).) Bei tierischen Bastarden scheint nach

Digitized by Google

den Untersuchungen von POLL (276—279) eine auffällige Beziehung zu bestehen zwischen systematischer „Verwandtschaft" und dem Auftreten der Störung in früheren oder späteren Stadien der Entwicklung der Sexualzellen, je ferner sich die Eltern der Bastarde stehen, in desto früheren Stadien der Ovo- und Spermio-Genese setzt die Störung ein. Doch eine Besprechung dieser ja schon rein zytologischen Dinge würde uns hier viel zu weit abseits führen.

Die Sterilität ist häufig in den beiden Geschlechtern ungleich; z. B. ist der Bastard zwischen *Antirrhinum siculum* und *A. majus* im weiblichen Geschlecht völlig steril, hat aber fertilen Pollen, und man kann mit diesem Pollen *A. majus* befruchten. Dabei zeigt sich, daß der Bastard offenbar kompliziert spaltet.

Über ähnliche Beobachtungen an Spezies-Bastarden bei Schmetterlingen hat besonders STANDFUSS (340, 341, 344, 346) zahlreiche Mitteilungen gemacht. Auch umgekehrte Fälle kommen vor, und ferner ist es sehr häufig, daß die Sterilität von Bastarden nur eine teilweise ist, ein Teil der beiderlei Sexualzellen ist funktionsfähig. Man bekommt Nachkommenschaft, aber in beschränkter Anzahl. Woher alle diese Sterilitätserscheinungen rühren, was die Ursachen des besonderen Verhaltens einzelner Bastarde sind, wissen wir, wie gesagt, noch nicht.

Fig. 64. a Ringfasanenhahn *(Phasianus torquatus)*.
b Männlicher Bastard zwischen Ringfasanenhenne und Silberfasanenhahn.
c Silberfasanenhahn *(Gennaeus nycthemerus)*.
(Nach Photographien von Prof. H. POLL.)

Vegetativ sind diese sterilen Bastarde häufig ungemein kräftig und üppig, übertreffen oft an Größe die Stammarten ganz beträchtlich,

Digitized by Google

und von irgend welchen sonstigen Störungen oder Mißbildungen ist bei ihnen nicht die Rede. Taf. XII zeigt einige solche völlig sterile Pflanzenbastarde. Auch bei Tieren ist es sehr häufig, daß die sterilen Bastarde sehr kräftige gesunde Individuen sind. Auch Bastarde zwischen

Fig. 65. a Goldfasanenhahn *(Chrysolophus pictus)*. b Männlicher Bastard zwischen Jagdfasanenhenne und Goldfasanenhahn. c Jagdfasanenhahn *(Phasianus colchicus)*. (Nach Photographien von Prof. H. Poll.)

Fig. 66. Männlicher Bastard zwischen Goldfasanenhenne und Silberfasanenhahn (vgl. Fig. 64c und 65a). (Nach einer Photographie von Prof. H. Poll.)

sehr weit im System getrennten Tieren, z. B. zwischen Fasan und Haushuhn sind körperlich nicht im geringsten mißbildet. (Vgl. Fig. 63.) Körperlich völlig normale, kräftige Tiere sind z. B. auch die in Fig. 64 bis 66 abgebildeten sterilen Fasanenbastarde. Vegetativ, durch Stecklinge, Ausläufer usw. lassen sich viele Pflanzenbastarde leicht vermehren

Digitized by Google

1

2

3

4

5 6

Sterile Speziesbastarde

1. Nicotiana Tabacum
2. Nicotiana Tabacum × silvestris
3. Nicotiana silvestris
4. Digitalis purpurea
5. Digitalis purpurea × lutea
6. Digitalis lutea

Digitized by Google

Digitized by Google

und tun es auch vielfach spontan. Dabei scheint es vorzukommen, daß anfänglich sterile Bastarde später doch fertil werden. Einen solchen Fall hat v. WETTSTEIN (408) bei *Sempervivum* beobachtet.

Noch weiter auf die ganze so wenig geklärte Frage der Speziesbastarde einzugehen, ist wohl unzweckmäßig. Ich könnte nur eine Menge von einzelnen Tatsachen mitteilen, aber ein innerer Zusammenhang und eine klare Gesetzmäßigkeit ist noch nicht recht erkannt, wenn auch das Dunkel sich stark zu lichten beginnt. Ein reiches Tatsachenmaterial aus der älteren Literatur ist in den schon einmal genannten Büchern von FOCKE (136) und ACKERMANN (1) übersichtlich zusammengestellt.

Dagegen seien hier noch einige eigentümliche Erscheinungen besprochen, die man bei der Untersuchung von Speziesbastarden gelegentlich findet, und deren Deutung Schwierigkeiten gemacht hat und noch macht.

Ich will gleich ein konkretes Beispiel aus Versuchen von LIDFORSS (218—219) nennen. LIDFORSS machte Kreuzungsversuche zwischen verschiedenen *Rubus*-Arten (Brombeeren), z. B. wurde *Rubus nemoralis* Aresch. var. *acuminatus* Lindeb. sorgfältig kastriert und dann bestäubt mit Pollen von *Rubus caesius* L.

Das Ergebnis waren 7 Nachkommen, von denen 3 keine Bastarde sondern ganz rein und typisch *Rubus nemoralis* var. *acuminatus*, dagegen 4 typische Bastarde zwischen den beiden Arten waren.

Ein derartiges Ergebnis muß zunächst immer den Verdacht erwecken, daß nicht sorgfältig genug kastriert worden war, und daß neben der Fremdbefruchtung auch noch eine ungewollte Selbstbefruchtung stattgefunden hat.

Dieser Verdacht ist aber in den Versuchen von LIDFORSS ganz unbegründet. Er hat zur Kontrolle zahlreiche Blüten nur kastriert und nicht mit Pollen von anderen Arten befruchtet. Keine von diesen Blüten gab einen Fruchtansatz, wohl aber gaben alle kastrierten und weiterhin mit artfremden Pollen bestäubten Blüten reichlich Nachkommenschaft, die immer aus einem Gemisch von Bastarden und von reinen mütterlichen Individuen bestand!

Die Bastarde erwiesen sich auch in F_2 als typische Bastarde, spalteten in eine unübersehbare Zahl von Neukombinationen auf. Die rein mütterlichen Individuen erwiesen sich ebenfalls auch weiterhin als konstant rein mütterlich.

Es ist nun die Frage, wie sind wohl die rein mütterlichen Individuen zu verstehen, die aus solchen Artkreuzungen hervorgehen? Man wird natürlich in Erinnerung an die Sachlage bei *Hieracium* (S. 217) vermuten, daß auch hier zweierlei Eizellen vorkommen, solche, die sich

Digitized by Google

parthenogenetisch entwickeln und solche, die befruchtungsbedürftig sind; die ersteren geben die rein mütterlichen Pflanzen dieser Versuche, die letzteren die Bastarde. Aber die Sache liegt doch anders, denn wie wir gehört haben, geben die kastrierten und nicht bestäubten Blüten überhaupt keinen Samen. Nun wissen wir aber aus anderen Fällen, daß parthenogenetische Entwicklung von pflanzlichen Eizellen durch die Bestäubung der Narbe mit Pollen ausgelöst wird. Es löst also hier der Bestäubungsreiz erst die Parthenogenese aus. Diese Erscheinung, daß scheinbar eine Befruchtung erfolgt, daß aber in Wirklichkeit nur eine durch den Bestäubungsreiz ausgelöste parthenogenetische Entwicklung der Eizellen vorliegt, bezeichnet man als Pseudogamie. Der Name ist von FOCKE (136) vorgeschlagen worden. Sehr wahrscheinlich liegt bei *Rubus nemoralis* und anderen *Rubus*-Arten, die analoge Resultate bei Kreuzungen geben, die Sache so, daß zweierlei Eizellen ebenso wie bei *Hieracium* vorkommen, nämlich normale, befruchtungsbedürftige, aus denen bei Fremdbestäubung Bastarde hervorgehen, und zweitens parthenogenetische Eizellen, die sich pseudogam entwickeln, nur auf den Bestäubungsreiz hin, und die natürlich auch bei Fremdbefruchtung rein mütterliche Nachkommen ergeben. Eine zytologische Untersuchung, die ja die sichere Entscheidung bringen muß, ist bei *Rubus* noch nicht ausgeführt.

Auch bei anderen Gattungen, z. B. bei der Erdbeere *Fragaria vesca* sind schon früher ähnliche Erscheinungen wie die ebengenannten bei *Rubus* beschrieben worden. In neuerer Zeit sind aber hierüber keine entscheidenden Versuche gemacht worden. (SOLMS-LAUBACH (328).)

Vielleicht ist die Erscheinung der Pseudogamie verbreiteter, als man denkt, denn ohne ganz sorgfältige Kreuzungsversuche ist eine Fortpflanzung durch Pseudogamie gar nicht von gewöhnlicher sexueller unterscheidbar. So wird von den Gärtnern vielfach angegeben, daß man bei gewissen Gattungskreuzungen bei den Orchideen ausschließlich mütterliche Pflanzen bekommt. Ein Teil dieser Angaben ist wohl sicher richtig, es gibt eine ganze Anzahl beglaubigter Fälle, z. B. gibt *Zygopetalum Mackayi* nach HURST (174) rein mütterliche Pflanzen, wenn man es mit Pollen von *Odontoglossum*- oder *Oncidium*-Arten bestäubt.

Man hat für diese Erscheinung, daß die Bastarde vollkommen nach dem einen Elter — in den eben besprochenen Fällen nach der Mutter — schlagen, den meiner Meinung nach überflüssigen Terminus Monolepsis eingeführt.

Ganz entsprechende Fälle von Pseudogamie kommen auch bei Tieren vor. PRZIBRAM (164) konnte bei der Gottesanbeterin *Sphodromantis bioculata* künstlich eine „pseudogame" Entwicklung der Eier dadurch auslösen, daß er ihr ein Spermatophor einer anderen Art, *Mantis*

Digitized by Google

religiosa, einführte. Um analoge Erscheinungen handelt es sich vielleicht auch bei manchen Bastardierungen zwischen sehr verschiedenen Tiergattungen, so wohl zweifellos bei der Befruchtung der Eier eines Seeigels *(Echinus)* durch Sperma der Miesmuschel *(Mytilus)*. Seeigeleier, die sich normalerweise erst nach der Verschmelzung mit einem Spermatozoid der gleichen Spezies weiter entwickeln, können künstlich durch sehr verschiedene Reize, Einwirkung von Salzlösungen usw. zur parthenogenetischen Entwicklung angeregt werden und können zu fertig ausgebildeten Tieren heranwachsen. Solche Stoffe, welche eine parthenogenetische Entwicklung der Seeigeleier anregen, sind offenbar auch im Sperma der Miesmuschel und übrigens wohl auch im Sperma mancher anderen Tiere vorhanden. Ein wirklicher Sexualakt, eine Verschmelzung von Eikern und Spermakern findet bei der Besamung von Seeigeleiern durch Muschelsperma gar nicht statt.

Rein mütterliche „Pseudo-Bastarde" sind bei Seeigeln auch sonst vielfach beobachtet worden, auch bei Kreuzungen von Spezies, die einander ziemlich nahe stehen; so bekam HAGEDOORN (164) aus den beiden reziproken Kreuzungen von zwei Seeigelarten *Strongylocentrotus purpuratus* und *Str. franciscanus* nur rein mütterliche Larven und ebenso aus Kreuzungen von *Strongylocentrotus purpuratus* und *Asterias ochracea*. Auch die Eier von *Strongylocentrotus* können durch verschiedene Reize zur parthenogenetischen Entwicklung angeregt werden, ob überhaupt bei einer derartigen „Bastardierung" ein regelrechter Sexualakt stattfindet, ist ganz unsicher.

Man kennt aber auch Fälle, wo sicher ein Sexualakt stattfindet, wo man mikroskopisch festgestellt hat, daß der Spermakern sich mit dem Eikern vereinigt, und daß trotzdem Bastarde mit rein mütterlichem Charakter entstehen. (GODLEWSKI (148—149).) Wie diese Fälle zu deuten sind, ist unbekannt. Vielleicht liegt auch hier eine Pseudogamie vor, etwa in der Weise, daß der männliche Kern zwar an den Eikern herantritt, aber später irgendwie eliminiert wird. Daß etwas derartiges vorkommen kann, ist durch die ausgezeichneten Versuche von HERBST (173) erwiesen, auf die freilich in diesem Zusammenhang nur ganz kurz eingegangen werden kann. HERBST ging so vor, daß er Eiern von einem Seeigel, *Sphaerechinus*, durch Behandlung mit einem chemischen Agens (Valeriansäure z. B.) einen „Anstoß" zur parthenogenetischen Entwicklung gab und diese Eier dann mit Spermatozoiden von einer anderen Gattung, *Strongylocentrotus*, noch nachträglich befruchtete. Es findet auch noch eine wirkliche Befruchtung statt, aber da der Eikern zur Zeit des Eintrittes des Spermakerns ins Ei schon in den ersten Stadien der Teilung begriffen ist, verläuft die Verschmelzung der beiden Kerne nicht regelrecht, sondern es entstehen allerhand Störungen. Es kann

Digitized by Google

z. B. vorkommen, daß der Spermakern nur mit dem einen Tochterkern des schon geteilten Eikerns verschmilzt, es ergeben sich dadurch Larven, die in der einen Hälfte ihrer Zellen — den aus der unbefruchteten Eihälfte hervorgegangenen — mütterliche Kerne und rein mütterliche Eigenschaften haben, in der anderen Hälfte — die aus der befruchteten Eihälfte hervorgegangen ist — aber Bastardnatur haben. In dieser oder jener Weise spielt wohl eine ganz oder teilweise parthenogenetische Entwicklung der Eier immer mit, wenn wir irgendwo rein mütterliche Bastarde bekommen.

Völlig aufgeklärt ist bisher nur der Fall von *Hieracium*. Alle anderen Beispiele sind noch nicht näher untersucht, und speziell die völlige Klarlegung der letztgenannten in vieler Hinsicht so ungemein interessanten tierischen Beispiele macht sehr große Schwierigkeit, weil die Versuchstiere — Seeigel — in der Kultur fast nie über das Larvenstadium hinauszubringen sind, immer frühzeitig sterben, sodaß man eine Analyse der folgenden Generation, die allein eine völlige Klarlegung der Dinge ermöglichen kann, bisher noch nicht hat durchführen können.

Vorlesung XIII

Pfropfbastarde. — Xenien.

Alle die Bastarde, von denen wir bisher gesprochen haben, entstehen ausschließlich durch die Vereinigung zweier Sexualzellen. Es wird Sie vielleicht wundern, daß ich überhaupt darauf hinweise. Aber so ganz selbstverständlich ist es durchaus nicht, daß nicht auch noch auf andere Weise Bastarde zwischen zwei Spezies oder Rassen entstehen könnten. Es gibt über diese Frage eine sehr große Literatur, und völlig entschieden ist der Streit heute noch nicht, ob nicht auch durch Vereinigung zweier vegetativer Zellen Bastarde entstehen können, und ob nicht auch etwa auf dem Wege der Pfropfung Merkmale einer Art auf eine andere Art übertragbar sind. Angaben über vegetative Merkmalsübertragungen durch Pfropfung und über die Entstehung von Bastarden aus Pfropfungen finden sich in der Literatur in Menge.

Man hat unter der Bezeichnung Pfropfbastardierung dreierlei ganz verschiedene Dinge zusammengeworfen, zunächst die Erscheinung, daß aus der Verwachsungszone von zwei Pfropflingen Adventivsprosse hervorgingen, die sich in mancher Hinsicht wie Bastarde zwischen den

Digitized by Google

beiden zusammengepfropften Arten verhielten. Das bekannteste Beispiel dieser Art ist der *Cytisus Adami*. Diese Pfropfbastarde wollen wir weiterhin als „Pfropfbastarde im engeren Sinne“ bezeichnen.

Zweitens gebrauchte man den unklaren Terminus „vegetative Bastardierung“ auch für die oft sehr ausgesprochene formative Beein-

Fig. 67. *Laburnum vulgare* (a), *Cytisus purpureus* (c) und *Laburnum Adami* (b). *Laburnum vulgare* hat gelbe, *Cytisus purpureus* rote Blüten. *Laburnum Adami* hat schmutzigrote Blütenfarbe. (Vgl. Tafel IX Fig. 1—3.)

flussung, die vielfach zwei zusammengepfropfte Pflanzen aufeinander ausüben. Heute ist man sich aber wohl ganz allgemein klar darüber, daß diese formative Beeinflussung im Grunde genommen nur eine bestimmte Art von Ernährungsmodifikation ist, die mit Bastardierung nichts zu tun hat, und die in keiner Weise etwa den modifizierten Pfropfling in seinen erblichen Eigenschaften ändert.

Digitized by Google

Eine dritte Gruppe von Erscheinungen, die man hierhergezogen hat, ist die Übertragung von einer bestimmten Kategorie von Buntblätterigkeit, die man jetzt meist als infektiöse Chlorose bezeichnet.

Mit diesen 3 Gruppen von Erscheinungen wollen wir uns heute beschäftigen.

1. Die Pfropfbastarde im engeren Sinne.

Der älteste, viel untersuchte derartige Pfropfbastard ist *Cytisus Adami*. Er entstand im Jahre 1829. Ein Gärtner ADAM transplantierte Knospen von *Cytisus purpureus* (Fig. 67c) auf Stämmchen von *Laburnum vulgare* (Goldregen) (Fig. 67a). Diese Operation wird oft vorgenommen, weil *Cytisus purpureus* selbst keinen Stamm bildet, immer nur ein niedriger am Boden hinkriechender Strauch bleibt. Er wächst aber auf Stämmchen von Goldregen transplantiert sehr gut, fast besser, als auf eigenen Wurzeln. Man kann also leicht auf diese Weise „Hochstämme" von *Cytisus purpureus* machen.

Fig. 68. Zweig von *Crataegomespilus Asnieresii*, an dem ein reiner *Crataegus*-Zweig entstanden ist.

Eines von diesen transplantierten *purpureus*-Augen ADAMS wuchs nun aber nicht, wie es sonst immer geschah und seitdem in tausend Fällen immer wieder geschehen ist, zu einem *purpureus*-Zweig aus, sondern ergab einen Zweig, der aussah, wie man es von einem Bastard zwischen *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus* erwarten mußte. (Fig. 67b und Taf. IX Fig. 2.) Dieser offenbar vegetativ entstandene „Bastard" wurde durch Pfropfen und Okulieren massenhaft vermehrt, und der „*Laburnum Adami*" fehlt heute in keinem Botanischen Garten. Er hat nun noch eine sonderbare Eigenschaft, er spaltet ziemlich häufig vegetativ in seine Stammpflanzen auf, d. h. es entstehen auf ihm Zweige, die rein *Lab. vulgare*, und Zweige, die rein *Cyt. purpureus* sind. Diese Spaltung kann auch innerhalb eines Blattes oder einer Blüte erfolgen, es kann z. B. eine Blüte halb Goldregen, *Laburnum vulgare*, halb *Cytisus Adami* sein usw. (Vgl. z. B. BEIJERINCK (24).)

Digitized by Google

Die Blüten des *Cyt. Adami* sind fast ausnahmslos steril. Nur einige wenige Samen sind bisher aus *Adami*-Blüten erhalten worden, und diese haben alle reine *Laburnum vulgare*-Keimlinge ergeben.

Weitere Pfropfbastarde, welche diesem *Cytisus Adami* ganz analog sind, gibt es zwischen Mispel und Weißdorn, *Mespilus germanica* und *Crataegus monogyna*. Die Entstehungsweise ist hier nicht genau bekannt, aber in ihrem ganzen Verhalten sind diese, *Crataegomespilus Dardari* und *Crataegomespilus Asnieresii*, genannten Propfbastarde völlig

Fig. 69. Pflanze von *Solanum lycopersicum* (Tomate), auf welche ein Zweig von *S. Melongena* (Eierfrucht) gepfropft ist. *S. lycopersicum* ist kenntlich an den Fiederblättern, während *S. Melongena* ungeteilte Blätter hat.
(Nach einer Versuchspflanze von W. HEUER.)

analog dem *Cyt. Adami*. *Crataegomespilus Asnieresii* ist mit seinen Eltern auf Taf. VIII abgebildet.

Fig. 68 stellt einen Zweig von *Crataegomespilus Asnieresii* dar, an welchem gerade ein reiner *Crataegus*-Sproß entstanden ist.

Man hat lange gezweifelt, daß diese Pfropfbastarde, speziell der *Cytisus Adami* wirkliche **Pfropf**bastarde seien. Man hat geglaubt, daß der Gärtner ADAM vielleicht unbewußt kein reines *purpureus*-Auge transplantiert hat, sondern ein Auge von einem gewöhnlichen sexuellen Bastard zwischen *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus*. Aber dieser Einwand ist unbegründet, weil es sexuelle Bastarde zwischen

Digitized by Google

diesen beiden Spezies gar nicht gibt. Die beiden Arten haben trotz zahlloser Versuche sich nie sexuell kreuzen lassen. Alle Zweifel an der Möglichkeit, daß auf vegetativem Wege solche merkwürdigen bastardähnlichen Organismen wie der *Cysisus Adami* entstehen können, sind vor einigen Jahren durch WINKLER (417—421) beseitigt worden. Es gelang ihm nämlich mit ganz anderen Pflanzen, der Tomate, *Solanum lycopersicum*, und dem Nachtschatten, *S. nigrum*, auf vegetativem Wege als Adventivsprosse aus Pfropfstellen Pflanzen zu erzeugen, die in jeder Hinsicht dem *Cytisus Adami* und den *Crataegomespili* entsprechen. WINKLERS Versuchsanordnung war folgende: Es wurden auf Tomatenpflanzen Reiser von Nachtschatten gepfropft (so wie in Fig. 69). Nachdem die Verwachsung erfolgt war, wurde quer durch die Pfropfstelle hindurchgeschnitten und es entstand auf der Wundfläche eine Gewebewucherung, und aus diesem Wundgewebe — Callus — differenzierten sich neue Vegetationspunkte (Fig. 70). Die große Mehrzahl der aus diesen Vegetationspunkten entstehenden Sprosse war rein einelterlich, d. h. entweder rein Tomate oder rein Nachtschatten, je nachdem, ob sie aus Tomaten- oder aus Nachtschatten-Gewebe hervorgegangen waren. In einigen Fällen erhielt WINKLER aber auch Sprosse, die gerade auf der Verwachsungsstelle aufsaßen, und die eigentümliche Doppelwesen waren, auf der einen Seite Tomate, auf der anderen Seite Nachtschatten. Diese Sprosse hatten offenbar einen Vegetationspunkt, der auf der einen Seite aus Zellen von *Solanum lycopersicum*, auf der anderen Seite aus Zellen von *S. nigrum* besteht. Sie sind ganz analog den Gebilden, die wir in Vorlesung X schon bei den Pelargonien kennen gelernt haben. Für diese Pflanzen mit einem aus zweierlei verschiedenartigen Zellen zusammengesetzten Vegetationspunkt hat WINKLER den heute allgemein angenommenen Terminus Chimären vorgeschlagen.

Fig. 70. Adventivsprosse aus der quer durch die Verwachsungszone einer Pfropfstelle geführten Schnittfläche. (Versuchspflanze von W. HEUER.)

Außer solchen Chimären bekam WINKLER auch mehrfach Sprosse, die ganz ausgesprochene Zwischenformen zwischen Tomate und Nachtschatten darstellen. Im ganzen traten 5 verschiedene Formen auf, die

Digitized by Google

alle eigenartige, im einzelnen verschiedene Kombinationen der Eigenschaften der Stammarten aufwiesen (Fig. 71). Der erste derartige experimentell erzeugte Pfropfbastard wurde von WINKLER als *S. tubingense*, die späteren als *S. Koelreuterianum*, *S. Gaertnerianum* usw. beschrieben.

Die alte Streitfrage, ob auf dem Wege der Pfropfung bastardähnliche Mittelbildungen zwischen den gepfropften Spezies entstehen können, war durch diese Versuche WINKLERS im bejahenden Sinne entschieden.

a b c

Fig. 71. Blätter von: a *S. lycopersicum* (Tomate); c *S. nigrum* (Nachtschatten); b einem Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten, *S. Koelreuterianum*. (Versuchspflanzen von W. HEUER.)

Unentschieden war aber noch immer die Frage, wie diese Pfropfbastarde zustande kommen. Am nächsten lag der Gedanke, daß zwei benachbarte vegetative Zellen miteinander verschmelzen und so eine „Bastardzelle" erzeugen, aus der dann weiterhin der Pfropfbastard hervorgehe. Diese Vermutung ist aber nicht richtig.

Den Schlüssel zum Verständnis der Pfropfbastarde haben ziemlich genau gleichzeitig mit der Erzeugung der neuen Pfropfbastarde durch WINKLER im Sommer 1909 meine in Vorlesung X besprochenen *Pelargonium*-Chimären geliefert. Wir hatten gehört, daß bei *Pelargonium* Chimären zwischen einer weißen und einer grünen Sippe vorkommen (Fig. 40b u. 42). Wenn man solche Chimären mit sektorial geteiltem Vegetationspunkte, „Sektorialchimären", längere Zeit beobachtet, dann findet

Digitized by Google

man, daß gelegentlich auf der Grenze zwischen der grünen und der weißen Komponente Blätter und weiterhin Sprosse entstehen, die gebaut sind, wie in Fig. 72 schematisch dargestellt ist. Es sind ebenfalls Chimären, aber Chimären, bei denen der Vegetationskegel **periklinal** geteilt ist, wo z. B., wie in Fig. 73 abgebildet, die zwei peripherstenZellagen weiß, alle anderen aber grün sind. In natura sieht ein Blatt einer solchen außen weißen, innen grünen Periklinalchimäre aus wie Fig. 74a. Im Schnitt ist ein solches Blatt in Fig. 75 u. 76 abgebildet.

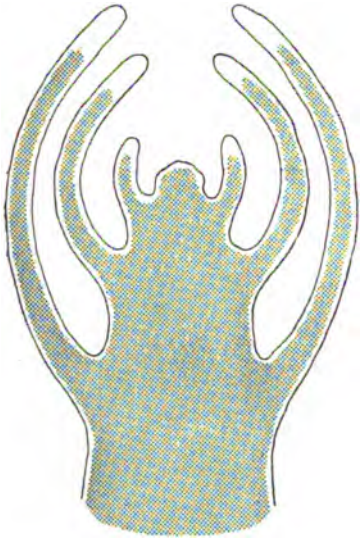
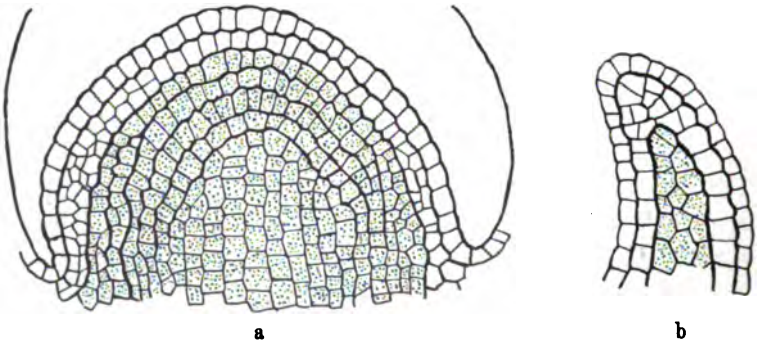


Fig. 72. Schematischer Längsschnitt durch eine Periklinalchimäre von *Pelargonium*, die aus zwei weißen Zellschichten außen und im übrigen grünen Zellschichten innen besteht. (Grünes Gewebe punktiert.)

Wie diese Periklinalchimären entstehen, ist leicht verständlich, wenn man sich einen Querschnitt durch den Stengel einer Sektorialchimäre betrachtet. Man findet nämlich, daß sehr oft die Grenze zwischen dem grünen und weißen Gewebe nicht radiär nach innen verläuft wie in Fig. 77a, sondern daß z. B. eine oder zwei Schichten weißes Gewebe ein Stück weit das grüne Gewebe überlagern so wie in Fig. 77b. Und man kann ferner feststellen, daß überall, wo an einer solchen Stelle, an der weißes Gewebe das grüne überlagert, ein Blatt inseriert (Fig. 78) ist, dieses Blatt aussieht



a b

Fig. 73. a Schnitt durch den Vegetationskegel einer Periklinalchimäre von *Pelargonium zonale* mit zwei weißen Zellschichten außen. b Schnitt durch den Rand eines jungen Blattes der gleichen Pflanze. (Grünes Gewebe punktiert.)

Digitized by Google

wie das in Fig. 74a. Seitenvegetationspunkte, die gerade auf einer solchen Grenze entstehen, sind periklinal geteilt, wie in Fig. 73a abgebildet ist.

Ich besitze mehrere verschiedene Periklinalchimären, u. a. eine, bei der nur die alleräußerste Zellage der weißen, alles andere aber der grünen Sippe angehört. Ein Blatt einer solchen Pflanze ist in Fig. 74b abgebildet. Wir haben hier also verbo tenus eine grüne *Pelargonium*-Pflanze, welche in der — ihr hier deutlich zu engen — Haut einer weißen steckt. Ich besitze ferner eine Periklinalchimäre, welche außen zwei Zellschichten grün, dann alles übrige weiß, ferner eine, welche außen zwei Zellschichten grün, dann alles übrige bis auf einen grünen Strang im Plerom weiß hat, und endlich eine vierte, bei welcher nur die Epidermis grün ist — man kann das nur mikroskopisch an den Schließzellen der Spaltöffnungen feststellen — während alles andere weiß ist.

a b

Fig. 74. Blätter von Periklinalchimären von *Pelargonium zonale*, a von einer Pflanze mit **zwei** weißen peripheren Zellschichten, b von einer Pflanze mit **einer** weißen peripheren Zellschicht.

Vegetativ, durch Stecklinge, sind diese Periklinalchimären zwischen der weißen und der grünen *Pelargonium*-Sippe leicht zu vermehren. Es kommen aber doch gelegentlich Störungen in der Verteilung der Komponenten am Vegetationskegel vor, meist wohl infolge von kleinen Verletzungen. Das hat dann je nach der Art der Störung verschiedene Folgen. Es können z. B. bei einer außen weißen, innen grünen Periklinalchimäre vom Typus der Fig. 74a die äußeren weißen Zellschichten verletzt sein und von der grünen dritten Schicht her regeneriert werden, es schaut dann quasi die grüne Pflanze durch ein Loch in der weißen Haut heraus, und wenn ein solches Loch gerade über einem Seitenvegetationspunkt liegt, dann entsteht ein rein grüner Sproß. Es erfolgt eine „vegetative Aufspaltung" der Chimäre. Öfters kommt es auch vor, daß ein Vegetationskegel in einer Blattachsel nur aus den äußersten zwei Schichten entsteht, das hat dann natürlich die Entstehung eines rein weißen Astes zur Folge.

Digitized by Google

Die sexuelle Deszendenz der Periklinalchimären zeigt ein aufs erste merkwürdiges Verhalten, das aber aus ihrer Anatomie völlig verständlich wird. Wir wissen, daß die Sexualzellen der Angiospermen wohl immer entwickelungsgeschichtlich von Zellen der zweitäußersten Zellschicht des Vegetationskegels abstammen. Danach ist zu erwarten, daß bei den Periklinalchimären die sexuelle Deszendenz immer völlig rein derjenigen Sippe angehören muß, von welcher in der betreffenden Chimäre die zweitäußerste Zellschicht gebildet wird. Damit steht das Verhalten der Sämlinge meiner Periklinalchimären von *Pelargonium* vollkommen im Einklang. Alle Chimären, bei denen die erste subepidermale Zellage der grünen Sippe angehört, haben nur rein und konstant grüne Sämlinge. Alle

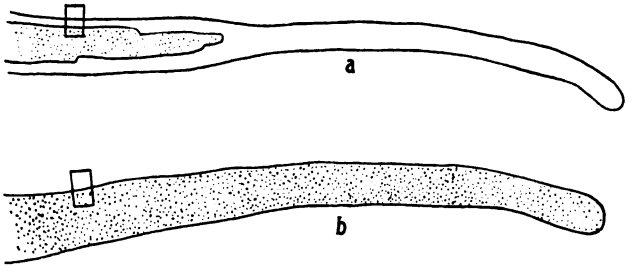


Fig. 75. Schnitte durch den Blattrand: a einer Periklinalchimäre mit zwei peripheren weißen Zellschichten, b einer ganz grünen Pflanze. (Grünes Gewebe punktiert.) Die in den Figuren eingezeichneten kleinen Rechtecke sind in Fig. 76 noch einmal bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet.

diejenigen Chimären dagegen, bei welchen die zweitäußerste Zellage der weißen Sippe angehört, haben rein weiße Sämlinge.

Bei der Untersuchung dieser Periklinalchimären von *Pelargonium* hatte sich mir schon im Sommer 1909 immer mehr der Gedanke aufgedrängt, daß am Ende die bisher so rätselhaften alten Pfropfbastarde *Cytisus Adami* und die *Crataegomespili* nichts weiter seien als Periklinalchimären zwischen ihren beiden vermutlichen Stammarten. Und auch das damals gerade von WINKLER neu erzeugte *Solanum tubingense* sah nach WINKLERS Beschreibung genau so aus und verhielt sich so wie eine Periklinalchimäre mit *Solanum lycopersicum* außen und *Solanum nigrum* innen. Das ganze Verhalten der alten sowohl wie der neuen WINKLERschen Pfropfbastarde und vor allem aber die Anatomie des *Cytisus Adami* und der *Crataegomespili* steht im Einklang damit.

Digitized by Google

Zunächst finden die ziemlich häufig bei den Pfropfbastarden auftretenden vegetativen „Rückschläge“ in die Stammformen nach dem Obengesagten ja ihr vollständiges Analogon bei den Periklinalchimären von *Pelargonium*. Störungen in der Verteilung der Komponenten, d. h. also Produktion von rein weißen oder von rein grünen Zweigen, Blättern oder Blatteilen kommen bei den Weißrandpelargonien ungefähr ebenso häufig vor wie die analogen Erscheinungen bei den Pfropfbastarden.

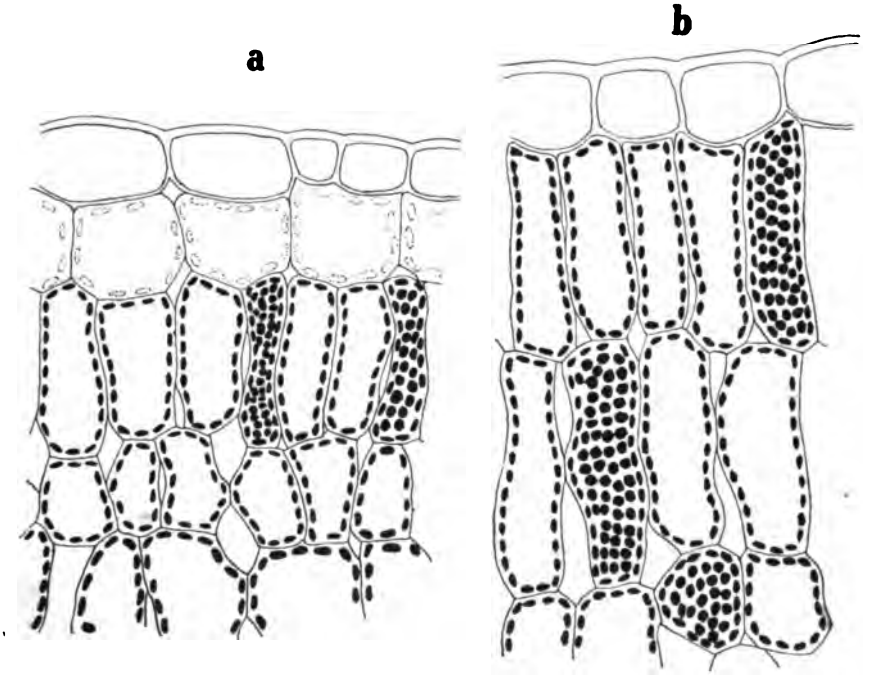


Fig. 76. Die kleinen Rechtecke aus Fig. 75 bei stärkerer Vergrößerung. (Farblose Chromatophoren punktiert, grüne schwarz gezeichnet.)

Die Sexualzellen stammen, wie oben gesagt, entwickelungsgeschichtlich immer von Zellen der zweitäußersten Zellenlage des Vegetationspunktes ab. Daraus folgt, daß alle Pfropfbastarde eine sexuelle Deszendenz ergeben müssen, die derjenigen Art angehört, welche in ihnen die zweitäußerste Zellenlage bildet. Ganz genau so verhalten sich tatsächlich die Pfropfbastarde.

Cytisus Adami z. B. ist nach seiner Anatomie zu schließen ein *Laburnum vulgare* mit einer Epidermis von *Cytisus purpureus*, und damit steht in Einklang, daß seine Sämlinge rein *Laburnum vulgare* sind.

Das WINKLERsche *Solanum tubingense* ist seinem ganzen Aussehen nach ein *S. nigrum* (Nachtschatten) in einer Epidermis von *S. lycopersicum* (Tomate). Damit steht im Einklang, daß seine Deszendenz

Digitized by Google

rein *S. nigrum* ist, und in gleicher Weise stehen auch die Befunde bei den übrigen WINKLERschen *Solanum*-Pfropfbastarden, wie BUDER (50) zuerst ausgeführt hat, im Einklang mit meiner Theorie, daß sie Periklinalchimären seien.

Die sichere Entscheidung mußte natürlich eine genaue anatomische Untersuchung bringen.

Bei den Pelargonien ist es leicht, des auffallenden Farbenunterschiedes wegen, an einem Blatt zu sehen, welche Zellen der einen, welche der anderen Komponente angehören. Bei den „Pfropfbastarden" ist das nicht so leicht, und vor allem ist es schwer, die Unterschiede im Bild zu demonstrieren, aber immerhin sind die Befunde doch deutlich genug. Zunächst bei *Crataegomespilus Asnieresii*, dessen Blätter ich oft geschnitten und mit denjenigen der Eltern verglichen habe, ist mit aller Sicherheit zu sagen, daß die Blattepidermis vollkommen derjenigen von *Mespilus* gleicht. Glücklicherweise ist die Blattepidermis von *Crataegus* sehr von der von *Mespilus* verschieden, vor allem sehr verschieden behaart. Das ganze Blattinnere des auf Taf. VIII abgebildeten Pfropfbastardes zwischen *Crataegus* und *Mespilus*, des *Crataegomespilus Asnieresii*, ist nicht von dem von *Crataegus* zu unterscheiden und deutlich von demjenigen von *Mespilus* verschieden. Ein sicheres Urteil bekommt man freilich nur, wenn man eine große Zahl von Schnitten vergleicht. Die *Crataegomespili* sind ja in allen botanischen Gärten zu finden und es kann jedermann leicht versuchen, sich selber ein Urteil zu bilden. Was für die Anatomie der Blätter gilt, das gilt auch mutatis mutandis für die Frucht. Der Bau der Fruchtepidermis ist bei *Crataegus* und *Mespilus* sehr verschieden. *Mespilus* läßt aus seiner Epidermis, wie Taf. VIII Fig. 3a zeigt, ein dickes Periderm entstehen, bei *Crataegus* bleiben die Epidermiszellen ungeteilt

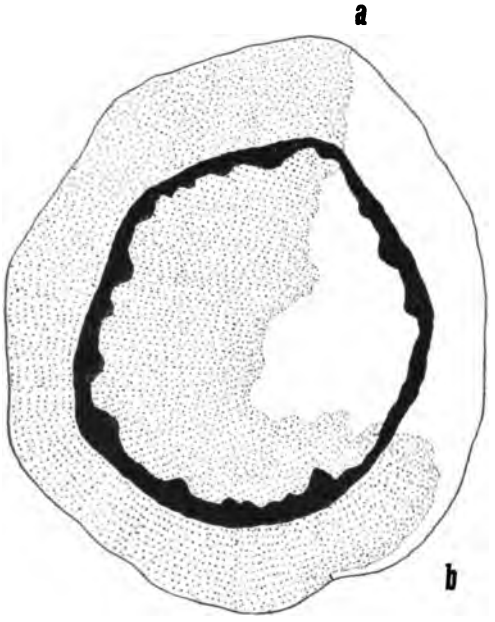


Fig. 77. Schnitt durch den Stamm einer Sektorialchimäre. Bei a verläuft die Grenze radiär nach innen, bei b überlagert weißes Gewebe ein Stück weit das grüne. (Grünes Gewebe punktiert.)

Digitized by Google

1a 2a 3a

Crataegus monogyna (1), Crataegomespilus Asnieresii (2) und Mespilus germanica (3)

Digitized by Google

Digitized by Google

und enthalten einen dunkelroten Zellsaft (Fig. 1a Taf. VIII). Das Fruchtfleisch ist bei *Mespilus* ganz ungefärbt, bei *Crataegus* enthalten die äußeren 3—4 Zellschichten des Fruchtfleisches einen blaßroten Zellsaft. Der *Crataegomespilus Asnieresii* (Taf. VIII Fig. 2a) hat, wie die Bilder zeigen, eine ganz typische *Crataegus*-Frucht, die aber in einer *Mespilus*-Epidermis steckt! Die Anatomie der übrigen Teile gibt wenig Anhaltspunkte, weil *Crataegus* und *Mespilus* in dem mikroskopischen Bau des Holzes, der Rinde usw. sich ungemein ähnlich sehen.

Fig. 78. Sektorialchimäre von *Pelargonium*, welche eben auf der so wie in Fig. 77 bei b verlaufenden Grenze (links oben im Sinne des Beschauers) ein Weißrandblatt (zwei periphere weiße Zellschichten) gebildet hat. Ein auf der andern, so wie in Fig. 77 bei a verlaufenden Grenze aufsitzendes Blatt (nach rechts oben gerichtet) ist genau mediär in eine weiße und eine grüne Hälfte geteilt. Das völlig im weißen Sektor inserierte Blatt (nach oben gerichtet) ist rein weiß, die völlig im grünen Sektor inserierten (untern drei) Blätter sind rein grün. Aus der Achsel des Weißrandblattes ging später ein typischer weißrandblätteriger Zweig hervor.

Eine genaue entwickelungsgeschichtliche Untersuchung des Pfropfbastardes und damit verglichen seiner Eltern dürfte aber wohl noch mancherlei Anhaltspunkte liefern.

Laburnum Adami ist nach der Blattanatomie zu schließen *Laburnum vulgare* mit einer Epidermis von *Cytisus purpureus*, und nach den Untersuchungen von BUDER (50) geht aus der Anatomie der Blumenblätter, speziell aus der Farbenverteilung in den verschiedenen Zellschichten mit Sicherheit hervor, daß nur die Epidermis dem *Cytisus purpureus*, alles andere aber dem *Laburnum vulgare* angehört.

Digitized by Google

Querschnitte durch ein Blumenblatt, die Fahne (Vexillum), von *Laburnum vulgare*, *Cytisus Adami* und *Cytisus purpureus* stellen nach Originalzeichnungen von J. BUDER die Fig. 1a, 2a, 3a auf Taf. IX dar. Die Bilder bedürfen keiner weiteren Erklärung, die Epidermis des *Cytisus Adami* ist ganz identisch mit der von *C. purpureus*, alles innere Gewebe ist identisch mit dem von *Laburnum vulgare*.

Summa summarum steht also mit meiner Deutung, daß die „Pfropfbastarde" *Laburnum Adami* und die *Crataegomespili* Periklinalchimären sind, alles in Einklang, was man an ihnen hat beobachten können. Alles, was sonst unverständlich und rätselhaft an ihrem Verhalten ist, erklärt sich in der einfachsten Weise ohne jede komplizierte Hypothese.

Auch für die neuen WINKLERschen *Solanum*-Pfropfbastarde trifft diese Erklärung zu, zum mindesten gilt dies für 4 davon.

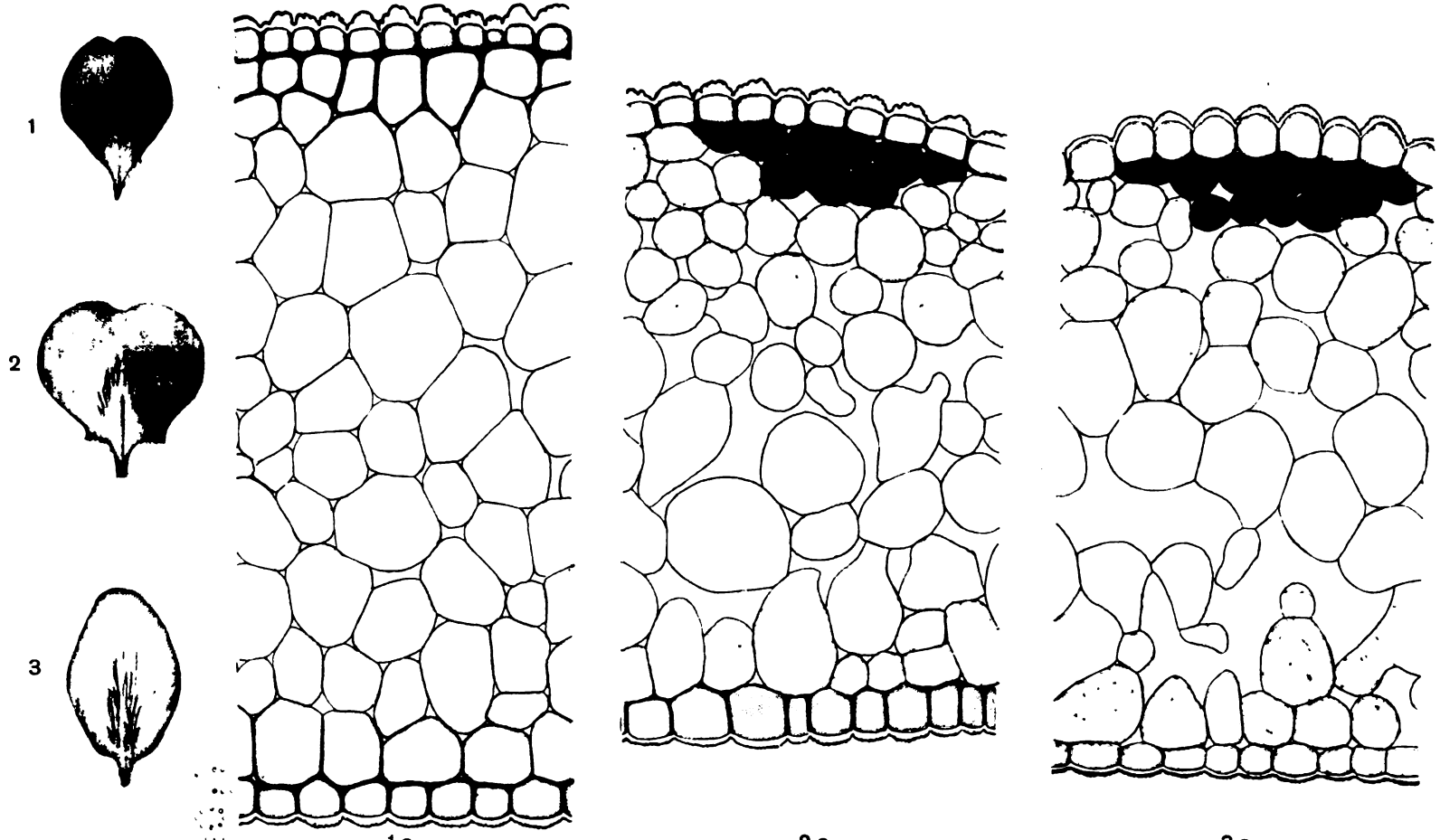
Hier ist der Nachweis, daß Periklinalchimären vorliegen, dadurch sehr erleichtert, daß *Solanum nigrum* und *S. lycopersicum* ganz verschiedene Chromosomenzahlen haben. Man kann also direkt für die einzelnen Zellen schon feststellen, welches ihre Natur ist. WINKLER hat ganz neuerdings die entsprechenden Untersuchungen ausgeführt und gefunden, daß tatsächlich auch hier Periklinalchimären vorliegen. *S. tubingense* ist z. B. ein *S. nigrum* (Nachtschatten) in einer Epidermis von *S. lycopersicum* (Tomate). *S. Koelreuterianum*, von dem ein Blatt in Fig. 71b dargestellt ist, hat nur die Epidermis von *S. nigrum* und alles übrige von *S. lycopersicum*. *S. Gaertnerianum* ist ein *S. lycopersicum* mit zwei Zellschichten von *S. nigrum* außen usw.

Noch nicht genügend untersucht ist der Bau des 5. WINKLERschen Pfropfbastardes, des *S. Darwinianum*.

Auch zwischen anderen *Solanum*-Arten, z. B. *S. lycopersicum* (Tomate) und *S. melongena* (Eierfrucht) haben ganz neuerdings auf meine Veranlassung hin angestellte Versuche von W. HEUER (173a) Periklinalchimären ergeben. Manche *Solanum*-Arten sind für diese Versuche ganz außergewöhnlich geeignete Objekte.

Aus Pfropfungen zwischen *Solanum lycopersicum* und *Solanum nigrum* bekommt man ganz besonders leicht Periklinalchimären. Nach den unter meinen Augen ausgeführten Versuchen von W. HEUER zu schließen, kann man darauf rechnen, daß unter sechs Pfropfungen mindestens eine die eine oder die andere Periklinalchimäre ergibt. Man muß nur sehr junge Stengel pfropfen und muß sich so einrichten, daß die Regeneration in die Monate Juni—Juli fällt, d. h. man muß im Januar schon aussäen, Anfang Mai pfropfen und Ende Mai durch die Pfropfstelle hindurch abschneiden. Ich kenne nur eine andere Pflanzengattung, die vielleicht gleich geeignet für die Erzeugung von Periklinalchimären ist, nämlich *Populus* (Pappeln).

Digitized by Google



Anatomie des Cytisus Adami (nach J. Buder)

1 und 1a Cytisus purpureus 2 und 2a Cytisus Adami 3 und 3a Laburnum vulgare

Digitized by Google

Digitized by Google

Wie die „alten" Pfropfbastarde, *Cytisus Adami* usw. entstanden sind, ist unbekannt. Sehr wahrscheinlich sind sie nicht so wie die WINKLERschen als Adventivsprosse aus dem Wundkallus hervorgegangen, denn Adventivsprosse aus dem Wundkallus entstehen bei *Laburnum*, *Cytisus*, *Crataegus* und *Mespilus* nach meiner Erfahrung nicht oder doch nur äußerst selten. Am wahrscheinlichsten ist die Annahme, daß diese alten Pfropfbastarde direkt entstanden sind, dadurch, daß beim Okulieren, d. h. bei der Transplantation einer Knospe, die Knospe selbst verletzt „ausgehöhlt" worden war, und daß Kallus der Unterlage in diese Höhlung hineinwucherte. Auf diese Weise muß ja direkt eine Periklinalchimäre entstehen.

2. „Modifizierungen" eines Pfropfsymbionten durch den andern, infektiöse Chlorose und andere als vegetative Bastardierung gedeutete Erscheinungen.

Darüber, daß ein Pfropfreis, das kürzere oder längere Zeit mit einer fremden Spezies in Verbindung ist, von diesem anderen Pfropfsymbionten gewisse Merkmale annähme, gibt es eine unendliche Fülle von Gärtnermärchen. Ich habe im Laufe der letzten sieben Jahre mit einer großen Anzahl von Sträuchern und von krautigen Pflanzen zahlreiche Pfropfversuche durchgeführt. Die Versuche haben gezeigt, daß an der Übertragung der Panaschierung von einem Pfropfling auf den andern etwas Wahres ist, von allen den vielen anderen Angaben darüber, daß einzelne Merkmale, wie rote Blattfarbe, bestimmte Blütenfärbung, Art der Behaarung usw. auch in ähnlicher Weise von dem einen auf den andern Pfropfsymbionten übertragen werden können, hat sich aber keine einzige bei der Nachuntersuchung als stichhaltig erwiesen. Auf Einzelheiten will ich hier nicht eingehen, ich will nur einige wenige Beispiele herausgreifen und zeigen, in welcher Weise die Fehlschlüsse zustande kommen können. So gibt es zahlreiche Angaben, daß beim Pfropfen eines Zweiges einer rein grünblätterigen Rasse auf eine andere mit rot gefärbten Blättern (etwa grüne Hasel auf Bluthasel) die Rotfärbung auch den grünen Pfropfling infiziere. Fälle, die ein kritikloser Beobachter so deuten könnte, sind nicht selten. Die Sache hat aber andere Ursachen. Die Fähigkeit zur Bildung von mehr oder weniger Anthocyan in den Zellen der Blätter usw. besitzen auch sehr vielfach die grünen Rassen, aber die Menge des gebildeten Anthocyans wird sehr stark modifiziert von Außenfaktoren, speziell Ernährungsbedingungen. Im allgemeinen gilt die Regel, daß Wassermangel verbunden mit intensiver Belichtung den Anthocyangehalt vermehrt. Pfropfreiser haben nun vielfach besonders in der ersten Zeit nach der Verwachsung eine relativ schlechte Wasserversorgung und werden dunkler gefärbt als sonst für gewöhnlich. Diese dunklere Färbung tritt aber, ihrer

Digitized by Google

oben genannten Ursache entsprechend, auf, einerlei ob man die helle Rasse auf eine dunkle gepfropft hat, oder auf eine helle. Also wenn beim Pfropfen einer hellen Rasse auf eine dunklere eine Änderung der Färbung des Pfropfreises zu beobachten ist, so handelt es sich nur um eine Ernährungsmodifikation des Pfropfreises, aber nicht etwa um eine „Übertragung eines Merkmales auf vegetativem Wege" von der einen auf die andere Pflanze.

In dieser oder jener meist sehr einfachen Weise sind alle ähnlichen Fälle von scheinbarer Merkmalsübertragung zu verstehen gewesen, die ich habe beobachten können. Diese Ernährungsmodifikationen, welche Pfropfreiser aufweisen, sind dabei allerdings oft ziemlich weitgehend. Z. B. ist es häufig der Fall, daß Pfropfreiser auf ganz artfremder Unterlage, etwa *Cytisus hirsutus* auf *Laburnum vulgare* ein ganz auffällig üppiges Wachstum zeigen, viel üppiger als auf eigenen Wurzeln. Okuliert man von zwei gleichwertigen Augen von *Cytisus hirsutus* das eine wiederum auf einen *Cytisus hirsutus*, das andere auf *Laburnum vulgare*, dann wird das Auge auf *Cytisus hirsutus* in zwei Jahren höchstens zu einem $^1/_4$ cm dicken, etwa $^1/_4$ m langen Zweige auswachsen, das auf *Laburnum* okulierte Auge dagegen entwickelt sich in der gleichen Zeit zu einem 1 bis $1^1/_2$ cm dicken, ungefähr meterlangen reich verzweigten Aste.

Ernährungsmodifikationen haben wohl auch vorgelegen bei den Versuchen von DANIEL (101), der beim Zusammenpfropfen von Tomate mit Eierfrucht sehr eigentümliche Erscheinungen beobachtete. So soll nach DANIEL eine Rasse von Eierfrucht, die sonst ungefähr birnenförmige, ungelappte Früchte hat, ganz ausgesprochen tomatenartig gelappte Früchte bekommen, wenn sie als Pfropfreis auf einer Tomatenunterlage wächst. Ich habe im Jahre 1904 eine große Zahl von entsprechenden Pfropfungen ausgeführt, aber nie eine derartige weitgehende Beeinflussung beobachtet. Ich kann mich des Verdachtes nicht erwehren, daß DANIEL mit einer Eierfruchtsorte experimentiert hat — es gibt solche —, welche gelegentlich mehr oder weniger tomatenähnliche Früchte bildet, auch wenn sie nicht auf Tomate gepfropft wird.

DANIEL hat dann ferner auch über Versuche berichtet, wo zwar nicht das Pfropfreis selbst gewisse Merkmale von der Unterlage angenommen haben soll, wo aber die Sämlinge des Pfropfreises eine derartige Beeinflussung erkennen lassen sollen. Über ähnliche Beobachtungen hat kürzlich auch EDLER (127) berichtet. EDLER hat beobachtet, daß, wenn man helle Rübensorten (Zuckerrüben) *Beta vulgaris* auf rote Salatrüben pfropft und von diesen Zuckerrübenreisern Samen erntet, ein Teil der Sämlinge deutlich rote Färbung zeigt. Diese Versuche sind aber ebenso wie die entsprechenden von DANIEL nicht ein-

Digitized by Google

wandfrei. Es ist nicht festgestellt worden, ob in dem Falle von EDLER die betreffende helle Rübenpflanze nicht auch, ohne daß man sie auf eine rote Rübe pfropft, einzelne rote Sämlinge produziert. Daß eine helle Rübe auch bei gesicherter Bestäubung durch eine zweite helle einen größeren oder kleineren Teil roter Sämlinge ergibt, kommt häufig vor und kann sehr verschiedene Ursachen haben.

Die einzigen Angaben über „Merkmalsübertragungen", welchen etwas anderes zugrunde liegt als bloße Ernährungsmodifikationen, betreffen die Übertragung der Buntblätterigkeit von einem Pfropfsymbionten auf den anderen.

Hierüber existiert heute schon eine sehr große eigene Literatur, weitaus am besten untersucht ist eine in der Malvaceengattung *Abutilon* zuerst aufgetretene derartige Buntblätterigkeit.

Diese Buntblätterigkeit, oder wie man sie heute meistens nennt, diese infektiöse Chlorose ist ganz zweifellos eine Infektionskrankheit (BAUR (15, 16)), allerdings eine Infektionskrankheit von höchst sonderbarer Art. Die buntblätterigen Individuen bleiben nur deshalb dauernd buntblätterig, weil von den alten bunten Blättern aus die neuentstehenden fortwährend neu infiziert werden. Man kann, wie ich gezeigt habe, diese Autoinfektion auch in sehr verschiedener Weise verhindern und so die bis dahin bunte Pflanze zu einer weiterhin konstant grünblätterigen machen. Mit einer „Vererbung" oder mit einer „Übertragung von Merkmalen" von einem Pfropfling auf den anderen hat diese Infektion aber nicht das Geringste zu tun.

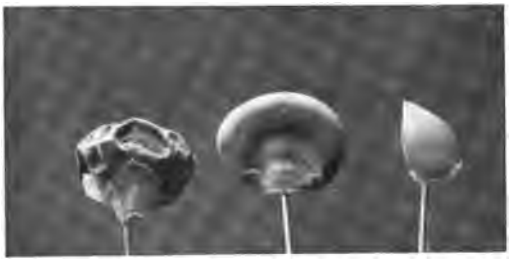
Im Anschluß an die Pfropfbastarde wollen wir dann heute noch eine Erscheinung besprechen, die lange Zeit bekannt und trotzdem unverständlich geblieben ist, die man aber heute völlig klargelegt hat. Das ist die Erscheinung der Xenienbildung.

Was man darunter versteht, soll uns ein Beispiel bei Mais (Zea Mais) zeigen. Wenn man eine bei Inzucht konstante Zuckermaisrasse mit runzeligen Samen bestäubt mit Pollen von einer Maissorte mit stärkehaltigen, glatten prallen Samen, dann bekommt man schon auf der ursprünglichen Zuckermais-Mutterpflanze Kolben, die genau die gleiche Körnerform zeigen wie die als Vater dienende Stärkemaisrasse. Dabei rührt die Form der Körner nicht etwa von den darin liegenden Embryonen her, sondern die Form rührt her vom Endosperm. Diese Erscheinung, daß auch außerhalb des Bastard-Embryos liegende Teile der Frucht bei einer Bastardierung Merkmale der väterlichen Rasse annehmen, bezeichnet man seit FOCKE (136) als

Digitized by Google

Xenienbildung. Derartige Fälle sind in großer Zahl mehr oder weniger ausführlich beschrieben worden, darunter auch sehr merkwürdig anmutende Beispiele; so soll, um nur eines anzuführen, ein gelbfrüchtiger Apfelbaum auf Zweigen, die durch Pollen eines rotfrüchtigen Apfelbaumes bestäubt waren, rote Äpfel getragen haben.

a b c



a_1 b_1 c_1

Fig. 79. a Kolben von Zuckermais befruchtet mit Pollen von Zuckermais. — b Kolben von Zuckermais befruchtet mit Pollen von Stärkemais. — c Kolben von Stärkemais befruchtet mit Pollen von Stärkemais. — a_1 b_1 c_1 Einzelne Früchte der Kolben a—c, etwas vergrößert.
(Nach Originalexemplaren von Prof. C. CORRENS.)

Die Untersuchungen von CORRENS (67) haben diese Dinge völlig aufgeklärt. Es hat sich gezeigt, daß in allen Fällen von solcher Xenienbildung, die bei einer Nachprüfung sich als stichhaltig erwiesen, der väterliche Einfluß zwar über den Embryo hinaus im Endosperm noch nachweisbar war, aber Fälle, wo andere Teile der Frucht durch den Vater irgendwie beeinflußt wurden, sind nicht bekannt.

Daß aber auch das Endosperm der angiospermen Pflanzen väterliche Merkmale aufweist, ist nicht auffällig, denn wir wissen heute, daß das Endosperm der Angiospermen hervorgeht aus einer Art von Sexualakt, es entsteht aus der Vereinigung des von der Mutter stammenden sekundären Embryosackkernes mit dem zweiten generativen Kern, der völlig homolog dem männlichen Sexualkern ist, der die Eizelle befruchtet. Wir können quasi das Endosperm als einen zweiten Embryo auffassen, der dem anderen Embryo zur Nahrung dient.

Wenn wir eine Maisrasse, die ein zuckerhaltiges Endosperm hat, befruchten mit einer anderen, die ein stärkehaltiges Endosperm

Digitized by Google

hat, so hat ja schon das in den Samen der P_1-Pflanze entstehende Endosperm Bastardnatur, muß also das hier dominierende väterliche Merkmal „Stärkeendosperm“ aufweisen. Ein sehr instruktives Beispiel einer derartigen Xenienbildung bei Mais ist in Fig. 79 nach Originalexemplaren von CORRENS dargestellt.

In dieser Weise erklären sich alle sichergestellten Fälle von Xenienbildung bei Pflanzen, und alle die vielen anderen Angaben über weitergehende Einwirkung des väterlichen Einflusses auf Teile der Mutterpflanze haben sich bei der Nachuntersuchung als unrichtig erwiesen.

Auffällig und einer eingehenden Untersuchung wert sind aber einige nur kurz veröffentlichte Beobachtungen von E. v. TSCHERMAK der fand, daß bei Kreuzungen zwischen Gurken und Melonen schon die Bastardfrüchte, also zweifellos Teile der Mutterpflanze, in ihrem Zuckergehalt von den aus Selbstbestäubung erhaltenen Früchten verschieden waren.

Auch bei Tieren hat man öfters solche Fälle von Einwirkung des Vaters auf die Mutter oder Teile der Mutter zu finden geglaubt. Bei Hundezüchtern z. B. ist es ein verbreiteter Aberglaube, daß eine Rassehündin, die einmal von einem nicht rassereinen Hunde gedeckt worden sei, weiterhin nicht mehr völlig rassige Tiere produzieren könne, auch wenn sie später durch völlig rassereine Rüden gedeckt wird. Beglaubigt ist im Tierreich aber nicht ein einziger derartiger Fall. Plausibler scheint die Angabe, daß bei Vögeln die Farbe der Eischale von einem Bastardembryo her beeinflußt werde. Hierüber hat A. v. TSCHERMAK (373) eine vorläufige Notiz veröffentlicht.

Vorlesung XIV

Bedeutung der Vererbungslehre für die Pflanzen- und Tierzüchtung.

Was wir in unseren wissenschaftlichen Vererbungsversuchen beobachten, das hat eine sehr große praktische Bedeutung für die Pflanzen- und Tierzüchtung. Ein Züchter, der über die neu erkannten Vererbungsgesetze unterrichtet ist, wird sehr viel rationeller und viel erfolgreicher arbeiten können, als ein anderer, welcher diese Kenntnis nicht besitzt.

Schon heute ist die praktische Züchtung eine eigene Wissenschaft geworden, welche zu der Vererbungslehre ungefähr die gleichen Be-

Digitized by Google

ziehungen hat wie die Technologie zu der Chemie. Wir können daher in diesen Vorlesungen nur ganz kurz einige prinzipielle Fragen der Züchtung besprechen. Wer sich eingehend mit der Praxis der Züchtung vertraut machen will, der sei vor allem auf das große neue Lehrbuch der Pflanzenzüchtung von FRUWIRTH (139) hingewiesen.

Aufgabe der Züchtung — in kürzester Fassung ausgedrückt — ist es, von unseren Kulturpflanzen und Haustieren Rassen zu liefern, die für ihre spezielle Verwendung so gut als möglich geeignet sind, und die ihre für uns vorteilhaften Eigenschaften auch konstant vererben. Eine gewisse, freilich größtenteils unbewußte Züchtung beginnt wohl immer, wenn überhaupt ein Tier oder eine Pflanze in Kultur genommen wird, aber eine planmäßige Züchtung mit der bewußten Absicht, die Tier- oder die Pflanzenrasse zu verbessern, ist immer nur von Völkern mit höherer Kultur ausgeführt worden. Die Tierzüchtung ist wohl meist auf viel früheren Kulturstufen begonnen worden als die Pflanzenzüchtung. Trotzdem ist heute die Pflanzenzüchtung schon sehr viel mehr auf wissenschaftlichen Grundsätzen aufgebaut als die Tierzüchtung, in der reine Empirie noch eine allzu große Rolle spielt.

Der Grundgedanke einer jeden Züchtung ist es, aus den vielerlei „Variationen" der zu veredelnden Rasse die geeignetsten auszulesen und möglichst rein und konstant zu züchten. Es wird also immer darauf ankommen, daß man „Variationen" für die Weiterzucht auswählt, die sich als erblich erweisen. Wir haben in Vorlesung XI ausführlich besprochen, daß ein Variieren auf mindestens drei ganz verschiedenen Vorgängen beruht, nämlich auf Modifikationen, Kombinationen und Mutationen. Die Selektion von Modifikation ist erfolglos, also nur mit Selektion von Variationen der beiden letzten Kategorien — Kombinationen und Mutationen — darf man bei einer künstlichen Züchtung arbeiten.

Freilich muß dieser Satz cum grano salis verstanden werden. Modifikationen, individuelle Vorteile z. B., welche nur darauf beruhen, daß das betreffende Individuum sich unter besonders günstigen Ernährungsverhältnissen entwickelt hat, werden zwar, nach allem was wir wissen, nicht vererbt, und es wird nicht möglich sein, durch Auslese von solchen Modifikationen irgend eine Rasse zu ändern, aber trotzdem wird man wenn möglich immer nur kräftige, gut ernährte, gesunde Individuen zur Weiterzucht verwenden, schon wegen der zahlreicheren Nachkommenschaft. Auch damit, daß mancherlei Außeneinflüsse, welche die Eltern — bei Tieren besonders die Mutter — beeinflussen, auch, wenigstens eine Generation weit, oft noch sehr stark und deutlich „nachwirken" (Vorles. III), wird man bei der Züchtung immer zu rechnen haben. Weiter aber auf der Vererbung von Modifika-

Digitized by Google

tionen, oder wie man meistens sagt, auf der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ in der Züchtungspraxis zu fußen, ist nach dem heutigen Stand unserer Kenntnis durchaus verkehrt.

Von den drei Kategorien von Variationen, die wir unterscheiden, kommen somit nur die Kombinationen und Mutationen als Lieferanten von Auslesematerial in Frage, ferner haben wir bei allen autogamen Pflanzen ein Auslesematerial, gegeben in den zahllosen nebeneinander existierenden „Linien“, aus denen sie alle bestehen.

Je nach der Art, wie ein Organismus sich fortpflanzt, muß der Selektionsprozeß ganz verschieden verlaufen, je nachdem nämlich, ob es sich handelt um:

1. immer oder doch fast ausschließlich autogame Organismen, die sich wie die Bohnen, Gerste usw. immer durch Selbstbefruchtung fortpflanzen, oder um:
2. allogame Organismen, die sich aber künstlich auch durch Selbstbefruchtung fortpflanzen lassen, oder um:
3. immer allogame Organismen, bei denen wegen der Geschlechtstrennung oder auch wegen Selbststerilität eine Selbstbefruchtung unmöglich ist.

Am einfachsten ist die planmäßige Züchtung bei Gruppe 1, zu der eine große Anzahl wichtiger Kulturpflanzen gehört, am schwierigsten ist die Züchtung bei Gruppe 3, zu der alle unsere Haustiere und auch manche Kulturpflanzen z. B. Zuckerrüben, Hanf und andere gehören.

Betrachten wir zunächst den Verlauf der:

1. Züchtung bei Organismen der Gruppe 1.

Wenn wir hier irgend eine gewöhnliche Kulturrasse etwa bei Bohnen untersuchen, so finden wir, daß sie aus einer großen Anzahl von reinen Linien besteht, deren jede in sich, von einzelnen Mutationen abgesehen, konstant ist (Vorles. III, S. 29). Wenn wir uns die Aufgabe stellen, aus einer gewöhnlichen, nicht weiter gereinigten Handelsware eine Sorte zu züchten, die etwa besonders ertragreich ist, besonders reichlich fruchtet, so müssen wir so vorgehen, daß wir eine große Anzahl von Samen aussäen, die Pflanzen unter möglichst gleichen Kulturbedingungen groß ziehen und dann uns diejenigen Bohnenpflanzen markieren, welche die größte Zahl von Hülsen getragen haben. Wir wollen etwa aus einigen 1000 Pflanzen 50 besonders reichfruchtende auswählen und deren Samen getrennt ernten, ferner wollen wir dann weiterhin die Samen von jeder einzelnen von diesen Pflanzen auf ganz getrennten Beeten auspflanzen und bekommen auf diese Weise zahlreiche reine Linien. Wir werden nun finden, daß von diesen reinen

Digitized by Google

Linien einzelne eine durchschnittlich größere Zahl Hülsen tragen, andere eine kleinere, und diejenige von diesen reinen Linien, welche die größte durchschnittliche Hülsenzahl hat, werden wir weiterhin ausschließlich als Saatgut vermehren.

Warum sind wir gerade so vorgegangen? Wir taten das, weil wir wußten, daß die ursprüngliche ungereinigte Handelsware aus einem Gemische von sehr zahlreichen Linien bestand. Wir mußten ferner erwarten, daß diese Linien auch verschieden ertragreich sind. Es kam also nur darauf an, aus diesem großen Gemische diejenige reine Linie herauszuholen, welche die ertragreichste ist. Wenn wir einfach aus einer großen Anzahl von Bohnenpflanzen nur die am reichsten fruchtende Pflanze auswählen, so könnte es möglich sein, daß wir damit auch gleich die ertragreichste Linie isolieren, aber es ist dieser Erfolg keineswegs sicher. Wenn die verschiedenen reinen Linien hinsichtlich ihres Ertragreichtums transgregierend modifizierbar sind — und das ist in Praxi immer der Fall — so könnte ja auch zufällig die ertragreichste Bohnenpflanze einer solchen nicht einheitlichen Population nur ein extrem reichfrüchtiges **Individuum** einer im Durchschnitt keineswegs besonders reich fruchtenden **Linie** sein. Um erkennen zu können, welche von den ausgelesenen 50 besonders reich fruchtenden Pflanzen der gesuchten besten reinen Linie angehört, müssen wir deshalb ihre **Nachkommenschaften** vergleichen, diejenigen von ihnen, welche die durchschnittlich am reichsten fruchtende Nachkommenschaft hat, ist ein Individuum der gesuchten ertragreichsten von allen den reinen Linien, welche in der Ausgangspopulation enthalten waren.

Eine solche Art der Auslese, die im Grunde genommen einfach die Isolierung einer bestimmten schon in der Ausgangspopulation enthaltenen Linie bezweckt, bezeichnet man als **Individualauslese mit Beurteilung nach der Nachkommenschaft.**

Hat man durch eine einmalige rationell durchgeführte Auslese die gesuchte reine Linie isoliert, so ist auch damit sofort erreicht, was überhaupt durch Selektion erreicht werden kann.

Je bunter ein Ausgangsmaterial zusammengesetzt ist, je „unreiner" es ist, desto größer ist die Aussicht, in ihm eine Linie von gerade der gesuchten Beschaffenheit zu finden. Aus einem gewöhnlichen, rohen Bauernlandweizen lassen sich hunderte von reinen Linien mit sehr verschiedenen Eigenschaften isolieren, aus einem schon ziemlich weitgehend rein gezüchteten Saatmaterial nur viel weniger.

Um ein möglichst reichhaltiges Auslesematerial zu gewinnen, empfiehlt es sich nun sehr häufig, mit solchen für gewöhnlich autogamen

Digitized by Google

Pflanzen künstlich Kreuzungen vorzunehmen. Das hat besonders E. v. TSCHERMAK (375) schon sehr frühzeitig betont. Vor allem empfiehlt es sich dann, wenn wir finden, daß gewisse Sorten eine schätzenswerte Eigenschaft haben, andere Sorten eine andere, wenn es aber gerade erwünscht wäre, eine Sorte mit diesen beiden Eigenschaften zu bekommen. Wie die F_1-Generation einer solchen Kreuzung beschaffen ist, das ist völlig gleichgültig, es kommt nur darauf an, daß recht viele F_1-Pflanzen mit sich selbst bestäubt werden und daß man eine möglichst individuenreiche F_2-Generation bekommt. Mit einer solchen F_2-Generation als Ausgangsmaterial muß dann eine „Individualauslese mit Beurteilung nach der Nachkommenschaft" durchgeführt werden, wie wir sie vorhin besprochen haben. Aber jetzt muß eine solche Individualauslese unter Umständen sehr oft hintereinander, mehrere Generationen lang, durchgeführt werden. Beruht eine gewünschte Kombination von Eigenschaften nur auf dem Fehlen von gewissen Erbeinheiten, dann hat, wie Ihnen eine einfache Überlegung sagen wird, **jedes** Individuum, das diese Eigenschaften aufweist, eine konstante Deszendenz, ist **homo**zygotisch. Beruhen aber die gesuchten Eigenschaften ganz oder teilweise auf dem Vorhandensein von Erbeinheiten, dann wird man erwarten müssen, daß nach einer solchen Kreuzung in F_2 die meisten Individuen mit der gesuchten Kombination noch Heterozygoten sind. Um da Individuen zu erhalten, welche Homozygoten sind, muß man auf gut Glück eine große Zahl von Individuen mit der gesuchten Kombination auswählen, mit sich selbst befruchten und ihre Nachkommenschaft jede getrennt für sich groß ziehen. Tut man dies, so wird man finden, daß ein Teil der ausgewählten Pflanzen wieder heterozygotisch ist, wieder spaltet, aber wenn man mit einigermaßen großen Zahlen arbeitet, wird man bald auch homozygotische Pflanzen finden.

Wenn die gewünschten Eigenschaften von dem Vorhandensein einer größeren Zahl Erbeinheiten abhängen, dann kann eine Reinzucht sehr viel Mühe machen. Wenn, um einen noch ziemlich einfachen Fall zu wählen, den wir früher eingehend besprochen haben, die rote Kornfarbe des Weizens von drei unabhängig sich äußernden Erbeinheiten R, S und T abhängt, und es darauf ankommt, eine konstante möglichst dunkelrote Sorte zu erzielen, also eine, welche alle drei Erbeinheiten homozygotisch enthält, so kann es eine sehr große Mühe kosten, diese konstante dunkelrote Sorte aus einer F_2-Generation herauszufinden. Vor allem muß man in solchen Fällen die Nachkommenschaften der einzelnen ausgewählten Pflanzen in ziemlich großen Individuenzahlen — mindestens 100 — ziehen, um ein sicheres Urteil über die Konstanz zu gewinnen.

Digitized by Google

Künstliche Kreuzungen sind nicht bloß zweckmäßig, wenn wir sehen, daß von zwei Rassen jeweils die eine eine schätzenswerte Eigenschaft aufweist, die andere eine andere, während gerade eine Rasse mit diesen beiden Eigenschaften erwünscht wäre, sondern künstliche Kreuzungen sind auch noch in vielen andern Fällen angebracht. Wir können einer Rasse nie ohne weiteres ansehen, was für Erbeinheiten sie „kryptomer" enthält. Erinnern Sie sich vielleicht einmal an unser altes Schulbeispiel Antirrhinum, von dem es hunderte von genau gleich aussehenden weißen Rassen gibt, die aber dennoch sehr verschiedene Formeln in Hinsicht auf zahlreiche Farbenfaktoren haben können. Man tut deshalb immer gut, wenn man „auf gut Glück" zahlreiche Kreuzungen macht und bis F_2 durchführt. Was für Überraschungen man auch bei Kulturpflanzen dabei erlebt, zeigt sehr schön Fig. 80.

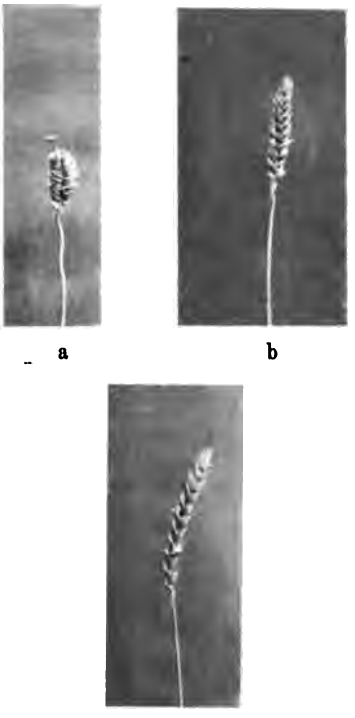


Fig. 80. Zwei konstante Weizenrassen (a, b), aus deren Kreuzung in F_2 auch ganz unerwartet sehr schlankährige Typen herausmendelten. Die Rassen a und b unterscheiden sich in zahlreichen Formfaktoren. (Nach Pflanzen von H. Nilsson-Ehle.)

Hat man bei diesen autogamen Pflanzen erst einmal eine reine Linie isoliert, dann wird eine weitere Auslese innerhalb dieser Linie keinen Zweck haben, es sei denn, daß Mutationen auftreten. In praxi wird es sich aber doch auch bei Selbstbefruchtern, bei Bohnen, Weizen usw. empfehlen, zur Gewinnung des Saatgutes wenigstens von Zeit zu Zeit immer wieder Individualauslesen anzuwenden. Das ist notwendig, weil schlechtere Mutationen aufgetreten sein können, und vor allem, weil eben auch bei allen diesen Pflanzen doch gelegentlich spontane Kreuzungen mit anderen Rassen vorkommen, die das Saatgut verunreinigen. Ein von Zeit zu Zeit wiederholtes Ausleseverfahren bei Selbstbefruchtern hat den Vorteil, daß wir, um mit den Worten eines unserer besten praktischen Züchter (Beseler (25)) zu sprechen: „den Rückgang der Rasse in ihren wertvollen Eigenschaften verhindern können, indem wir aus der Ernte des Zuchtbeetes und auch des Vermehrungsfeldes alles Minderwertige ausscheiden, unliebsame

Digitized by Google

Variationen[1]), oder Produkte natürlicher Kreuzung, welche uns die ganze Rasse verderben können".

2. Züchtungsverfahren bei normalerweise allogamen Organismen, die sich aber künstlich durch Selbstbefruchtung fortpflanzen lassen.

Die Aufgabe ist auch hier, eine Rasse zu erhalten, welche die gewünschten Eigenschaften homozygotisch aufweist. Wir finden aber, daß bei allogamen Organismen fast immer die große Mehrzahl aller Individuen mehr oder weniger kompliziert heterozygotisch ist. Im Grunde genommen geht hier deshalb ein jeder Ausleseprozeß unter denselben Bedingungen vor sich, wie eine Auslese bei autogamen Pflanzen **nach einer künstlichen Kreuzung**, die wir eben des näheren besprochen haben.

Man muß auch hier aus einer möglichst großen Zahl von Individuen sich eine Anzahl, etwa 50, herausgreifen, die am besten den gestellten Anforderungen genügen, und muß jede von diesen 50 Pflanzen mit sich selbst bestäuben und von jeder die Nachkommenschaft getrennt großziehen. Hat man Glück, so stellt sich vielleicht schon zufällig eine von diesen Pflanzen als homozygotisch in den gewünschten Eigenschaften heraus, meist wird es aber nicht der Fall sein, und es muß jetzt in der Nachkommenschaft einzelner von diesen 50 Pflanzen eine neue Individualauslese stattfinden. Man wählt aus den 50 Beeten, welche die Nachkommenschaften der ersten ausgewählten 50 Pflanzen enthalten, ein Beet aus, welches besonders zahlreiche Pflanzen mit den gesuchten Eigenschaften und relativ wenig andere enthält, und entnimmt diesem Beet wiederum 50 Individuen mit den gewünschten Eigenschaften, läßt jede von diesen Pflanzen mit sich selbst befruchten und zieht ihre Nachkommenschaft auf getrennten Beeten groß. Auch von diesen 50 Pflanzen wird die Mehrzahl wohl noch sich als heterozygotisch erweisen, aber wenn man nicht ganz besonders Pech hat, dann werden doch auch einige davon eine konstante Deszendenz ergeben, und damit wird erreicht sein, was sich durch Auslese erreichen läßt.

Auch hier kommt es vor allem darauf an, daß man **Individual-Auslese** treibt und die Individuen nach der Beschaffenheit ihrer **Nachkommenschaft** bewertet.

Vielleicht ist es zweckmäßig, im Verlauf einer solchen Züchtung bei allogamen aber fakultativ autogamen Pflanzen an einem einfachen Beispiele im einzelnen zu besprechen.

---

[1]) Das Wort Variation wird hier von Beseler für die Erscheinung gebraucht, die wir in diesen Vorlesungen als Mutation bezeichnen.

Digitized by Google

Wir hätten z. B. bei Löwenmäulchen eine ganz unreine Rasse, in der Pflanzen mit schwarzroten, roten, fleischfarbigen und weißen Blüten vorkommen. Säen wir Samen, die von einem solchen Beete geerntet sind, aus, so bekommen wir immer wieder ein buntes Gemisch von diesen Blütenfarben. Wir wollen aber eine Rasse haben, welche ganz einheitlich schwarzrote Blüten hat. Wir gehen zu diesem Zwecke so vor, daß wir eine ganze Anzahl, etwa 50 schwarzrote Pflanzen aus einem solchen Beete jede für sich in einen Gazebeutel stecken, damit wir nur Samen aus Selbstbestäubung bekommen, und wir säen die Samen von diesen 50 Pflanzen auf getrennten Beeten aus. Wir werden dann finden, daß fast alle von diesen Beeten neben schwarzroten Pflanzen auch anders gefärbte enthalten. Manche Beete werden enthalten schwarzrote und weiße Pflanzen im ungefähren Verhältnis **3** schwarzrot : **1** weiß, andere werden enthalten schwarzrote, rote und fleischfarbige Pflanzen im Verhältnis **9** : **3** : **4**, wieder werden gar alle ursprünglichen Farbenkategorien enthalten, schwarzrote, rote, fleischfarbige und weiße im Verhältnis **27** : **9** : **12** : **16**; aber neben diesen Beeten mit verschiedenerlei Pflanzen werden wir doch wohl auch einige Beete finden, welche nur schwarzrote Pflanzen enthalten, und wir brauchen jetzt nur von diesen schwarzroten Pflanzen aus einem einheitlichen Beete Samen durch Selbstbefruchtung zu gewinnen, um damit ein Saatmaterial zu bekommen, das weiterhin ganz ausschließlich und rein schwarzrote Pflanzen gibt, wir haben damit dann die gesuchte reine schwarzrote Rasse gezüchtet.

Man kann also hier immer, wenn man nur eine sehr große Zahl — in diesem Falle 50 — Individuen mit dem gewünschten Merkmale herausgreift und ihre Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung untersucht, erreichen, daß mit einer einzigen Auslese, in einer einzigen Generation eine konstante Rasse gewonnen wird. Die Zahl der für ein solches einmaliges Ausleseverfahren zu isolierenden Individuen mit den gewünschten Eigenschaften hängt ab davon, wie kompliziert die Ausgangspopulation zusammengesetzt ist. In unserem Beispiel könnte man theoretisch erwarten, daß unter **27** schwarzroten Individuen mindestens eines völlig homozygotisch schwarzrot sein muß, weil die Ausgangspopulation offenbar in **3** Erbeinheiten der Farbe heterozygotisch war. Wenn wir 50 schwarzrote Pflanzen herausgreifen, so können wir mit genügender Sicherheit erwarten, daß eine, oder einige homozygotische darunter sind. Ist die Ausgangspopulation komplizierter zusammengesetzt, so muß man mit entsprechend größeren Zahlen arbeiten. Es ist noch gut durchführbar, mehrere Hundert Individuen zu isolieren und ihre Nachkommenschaft getrennt zu ziehen.

Sehr oft aber ist es vorteilhafter, die Auslese auf mehrere Gene-

Digitized by Google

rationen zu verteilen. Warum und wann dies vorteilhafter ist, kann auch an diesem einfachen schematischen Beispiele leicht gezeigt werden. Wenn etwa zunächst nur 15 schwarzrote Individuen ausgewählt worden sind, vielleicht weil nicht mehr vorhanden waren, oder aus irgend welchen anderen Gründen, so werden wir wahrscheinlich keine konstant schwarzrote darunter finden, aber wir werden sehen, daß einzelne von diesen 15 spalten in alle ursprünglichen Farbenkategorien, einzelne nur in drei, einzelne vielleicht nur in zwei. Wir werden jetzt nur aus der Nachkommenschaft dieser am wenigsten kompliziert spaltenden Pflanzen wieder eine Anzahl schwarzroter Zuchtpflanzen auswählen, denn hier können wir erwarten, daß schon unter **drei** schwarzroten **eine** homozygotisch schwarzrot sein muß. Wenn wir daher nur etwa 10 Pflanzen hieraus entnehmen, können wir mit genügender Sicherheit darauf rechnen, daß wenigstens eine homozygotische Pflanze dabei ist.

Ist die Ausgangspopulation ganz besonders kompliziert zusammengesetzt — wenn man z. B. aus einem gewöhnlichen Bauernroggen eine reine konstante Rasse herauszüchten will — dann wird man mit einer einmaligen Selektion nur ausnahmsweise schon zum Ziele kommen, man muß dann unter Umständen durch mehrere Generationen eine solche Selektion ausführen, indem man immer nur Pflanzen mit dem gesuchten Eigenschaftskomplex, die möglichst wenig kompliziert aufspalten, zu Stammpflanzen für die weitere Individuenauslese macht. Wenn man aber in dieser Weise zielbewußt vorgeht, wird man auch aus den unreinsten Ausgangspopulationen im Verlauf weniger Generationen jede beliebige Kombination von Merkmalen homozygotisch d. h. konstant herausholen können.

Ganz wesentlich einfacher ist auch hier bei den gewöhnlich allogamen aber fakultativ autogamen Organismen die Züchtung, wenn es sich darum handelt, eine konstante Rasse mit Eigenschaften zu ziehen, die nur auf dem **Fehlen** von Erbeinheiten beruht. In dem vorhin besprochenen Beispiel wird **jede** von den weißen Pflanzen der Ausgangspopulation bei Selbstbefruchtung eine konstante weiße Deszendenz ergeben.

Bei der Züchtung der wichtigsten Kulturpflanzen z. B. der Getreidearten arbeiten die Praktiker auch heute schon mehr oder weniger genau nach diesem Verfahren. Ganz merkwürdig rückständig sind aber bei uns noch die Blumenzüchter. Wenn heute ein Blumenzüchter vor die vorhin besprochene Aufgabe gestellt wird, aus einem Gemisch von schwarzroten, roten, fleischfarbigen und weißen Löwenmäulchen eine konstante schwarzrote Sorte züchten, was durch eine einmalige Selektion in einem Jahre leicht ausführbar ist, so geht er meist so vor,

Digitized by Google

daß er aus einem Beete mit diesem Gemische alle nicht schwarzroten Pflanzen, bevor sie völlig aufgeblüht sind, ausreißt und so nur von den schwarzroten Pflanzen Samen erntet. Diese Samen werden aber nicht von jeder Pflanze gesondert geerntet und gesondert gesäet, sondern durcheinander. Man erhält auf diese Weise im nächsten Jahre wieder eine Population, die aus allen vier ursprünglichen Farbenkategorien besteht, wenn auch die schwarzroten in der Majorität sind. Auch jetzt werden wieder alle nicht schwarzroten Pflanzen vor der Blütezeit ausgerissen und so setzt man diese Vernichtung aller andersfarbiger Individuen mehrere Jahre hindurch fort. Man bekommt dadurch schließlich nach 3—4 Jahren bestenfalls eine Population, die zum größten Teil aus schwarzroten Pflanzen besteht, aber eine konstante nur aus homozygotisch schwarzroten Individuen bestehende reine Rasse bekommt man auf diese Weise nicht, oder nur vielleicht einmal durch einen günstigen Zufall. Diese Selektion muß deshalb vom Saatzüchter dauernd fortgesetzt werden, damit er ein einigermaßen reines Saatgut verkaufen kann.

Daß diese Züchtungsmethode unnötig viel Zeit und Arbeit kostet und deswegen ganz unwirtschaftlich ist, brauche ich wohl nicht noch weiter darzulegen.

3. Züchtung bei obligat allogamen Organismen.

Sehr viel umständlicher ist eine Auslese-Züchtung bei allen Organismen, bei denen man nicht von einem einzigen Individuum aus Selbstbefruchtung Nachkommen bekommen kann, sondern nur durch Paarung zweier Individuen. So liegen die Verhältnisse bei allen Haustieren und auch bei manchen Kulturpflanzen, bei den Rüben z. B.

Bei diesen Organismen sind fast alle Individuen einer jeden Rasse, die nicht schon sehr weitgehend rein gezüchtet ist, kompliziert heterozygotisch. Auch hier kommt es ganz ausschließlich darauf an, eine Rasse zu gewinnen welche homozygotisch alle die gewünschten Eigenschaften aufweist, aber hier ist das ungemein schwierig.

Um uns verständlich zu machen, wie viel schwieriger ein rationelles Ausleseverfahren bei Tieren ist, als bei spontan allogamen, aber fakultativ autogamen Pflanzen, wollen wir wieder einen schematischen Versuch besprechen.

Nehmen wir an, wir hätten eine Population — eine unreine Zucht — von schwarzen, braunen, gelben und weißen Kaninchen und es sei die Aufgabe, eine absolut konstante schwarze Rasse zu züchten. Das Vorkommen der verschiedenen Farbenkategorien sagt uns, daß auch hier 3 Erbeinheiten heterozygotisch vorhanden sind — für die Vererbung der Farben gilt bei den Kaninchen im wesentlichen das gleiche wie bei den

Digitized by Google

Mäusen (vergl. Vorl. VI). Wir können demnach wie in dem vorhin besprochenen *Antirrhinum*-Beispiel (S. 252) auch hier erwarten, daß unter je 27 schwarzen Tieren wenigstens ein homozygotisch schwarzes sein wird. Weiterhin ergibt sich aber eine Schwierigkeit dadurch, daß man Nachkommenschaft nur durch Paarung von je zwei Tieren bekommen kann, und wenn auf 27 schwarze Tiere nur ein homozygotisch schwarzes kommt, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß von einem herausgegriffenen schwarzen Pärchen beide Tiere homozygotisch schwarz sind, sehr gering. Unter 729 ($= 27^2$) herausgegriffenen Pärchen wird nur ein einziges aus zwei homozygotischen Tieren bestehen. Während man bei einer genau ebenso komplizierten Ausgangspopulation von fakultativ autogamen Organismen unter 27 isolierten Zuchtindividuen ein homozygotisches erwarten kann, müßte man bei obligat allogamen Organismen 729 Pärchen isolieren, um die gleiche Wahrscheinlichkeit für eine Isolierung einer reinen Rasse durch eine einmalige Selektion zu haben.

Da bei Züchtungsaufgaben die Ausgangspopulationen meist noch sehr viel komplizierter zusammengesetzt sind, ergibt es sich ohne weiteres, daß man bei obligater Fremdbefruchtung fast nie durch eine einmalige Selektion etwas erreichen wird, auch nicht wenn man mit einer sehr großen Individuenzahl arbeitet.

Der Erfolg einer einmaligen Selektion wird aber auch noch durch andere Ursachen illusorisch gemacht. Wenn nämlich, um wieder in unserm Kaninchen-Beispiel zu bleiben, auch eines der ausgesuchten Pärchen eine einheitlich schwarze Deszendenz ergibt, so ist damit noch nicht gesagt, daß beide Elterntiere homozygotisch schwarz sind, denn nur schwarze Kinder werden wir auch bei allen den Pärchen erwarten müssen, von welchen wenigstens das eine Tier homozygotisch schwarz ist.

Wenn man in einem solchen Falle meint, man hätte eine völlig schwarze Familie und wenn man deswegen durch Inzucht diese Familie weiter vermehrt, so wird man in der nächsten Generation unter Umständen doch wieder schwarze, braune, gelbe und weiße Tiere herausmendeln sehen. Mit einer Selektion von Pärchen wird man demnach sehr wenig Freude erleben.

Nun gibt es aber einen ganz sicheren Weg um zu prüfen, ob ein bestimmtes Tier homo- oder heterozygotisch schwarz ist, man braucht nämlich nur das zu untersuchende schwarze Tier mit einem braunen, mit einem gelben und mit einem weißen zu paaren. Um festzustellen, ob ein schwarzes Männchen homozygotisch schwarz ist, läßt man es je ein braunes, gelbes und weißes Weibchen begatten; gibt es mit allen dreien nur schwarze Kinder, so ist es homozygotisch schwarz. Die

Digitized by Google

gleiche Probe kann man auch mit einem Weibchen machen. Man kann auf diesem Wege, indem man eine große Zahl Männchen und eine große Zahl Weibchen prüft, homozygotische Männchen und homozygotische Weibchen finden, und braucht jetzt nur diese beiden zu paaren, um eine sofort ganz konstante Rasse zu bekommen.

Ein solches Verfahren kostet aber eine sehr große Anzahl Tiere und sehr viel Zeit. Man kann in dieser Weise, die zweifellos die rationellste ist, nur arbeiten, wenn man sehr viele Tiere gleichzeitig zur Verfügung hat.

Worauf es auch hier unter allen Umständen ankommt, das ist, daß man seine Zuchttiere nicht auf Grund ihres **Aussehens**, sondern nur auf Grund ihrer **Nachkommenschaft** auswählt.

Wenn die Ausgangspopulation sehr unrein, sehr kompliziert zusammengesetzt war, dann wird es auch hier meist nicht gelingen, sofort ganz homozygotische Zuchttiere zu finden. Auch hier muß dann so vorgegangen werden, daß man die am wenigsten heterozygotischen unter den untersuchten Tieren als Zuchttiere verwendet, und so durch konsequentes Arbeiten während mehrerer Generationen schließlich zu rein homozygotischen Tieren zu gelangen sucht.

Sehr leicht ist es auch hier wieder, eine Rasse mit bestimmten Eigenschaften rein zu züchten, wenn die Eigenschaften nur auf dem Fehlen von Faktoren beruhen. **Jedes** weiße Kaninchen aus der Ausgangspopulation des eben besprochenen Versuches hat eine konstante weiße Nachkommenschaft.

Eine wirklich rationelle Züchtung ist bei der großen Mehrzahl unserer Haustiere und Kulturpflanzen deswegen sehr schwierig, weil wir nur äußerst wenig über ihre Erbeinheiten unterrichtet sind. Wenn man eine Pflanze so genau kennt, wie ich *Antirrhinum majus* und einige nächstverwandte Arten kenne, dann ist es nicht allzu schwer, für irgend eine beliebige Züchtungsaufgabe, etwa Herstellung einer bestimmten Wuchsform mit Blüten von ganz bestimmter Form, Farbe und Größe usw. anzugeben, ob sie überhaupt lösbar ist und — wenn ja — in welcher Zeit und auf welchem Wege sie am einfachsten gelöst werden kann.

Von unseren Kulturpflanzen ist noch keine so weitgehend analysiert, aber es ist wohl nur eine Frage der Zeit, daß Erbsen, Weizen Gerste, und andere Pflanzen noch sehr viel besser bekannt sein werden, es wird jetzt an der Analyse dieser Arten von zahlreichen Forschern wie: FRUWIRTH, NILSSON-EHLE, SHULL, TEDIN, VON TSCHERMAK u. a.

Digitized by Google

sehr eifrig gearbeitet. Eine genaue und gründliche hybridologische Analyse wird immer die Basis bleiben für eine erfolgreiche Weiterzüchtung.

Daß unsere Kulturpflanzen und Haustiere ganz systematisch durchgearbeitet, genau analysiert werden, das ist die wichtigste Aufgabe der „angewandten" Vererbungslehre, eine Aufgabe freilich, die nur gelöst werden kann in zweckentsprechenden staatlichen Instituten. Die eigentliche Züchtung selbst wird wohl immer die Aufgabe der Berufszüchter bleiben. Gerade so wie unsere chemischen Institute die wissenschaftlichen Grundlagen liefern, auf denen die chemischen Fabriken weiter arbeiten, gerade so wird sich wohl bald das Verhältnis zwischen den künftigen Instituten für Züchtungslehre und den praktischen Züchtern gestalten.

Wir in Deutschland sind in der Ausgestaltung der Züchtungslehre noch sehr im Rückstand, das Ausland, vor allem die Vereinigten Staaten eilen uns in nachgerade bedenklicher Weise voraus. Das ist beklagenswert, denn bisher stand unbestritten, vor allem in der Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen, Deutschland in der vordersten Reihe. Die Züchtungsmethoden, welche zahlreiche Getreidezüchter, von denen hier nur BESELER, VON LOCHOW, RIMPAU, STEIGER, STRUBE genannt seien, ausgebildet haben, sind zum Teil der theoretischen Erkenntnis weit voraus geeilt. So hat VON LOCHOW-Petkus schon seit der Mitte der 90er Jahre die Beurteilung der Nachkommenschaft einzelner Individuen als maßgebend für die Auslese durchgeführt, lange ehe die wissenschaftliche Begründung dieses Verfahrens gegeben war.

Soll das aber so bleiben, sollen wir nicht in der praktischen Züchtung ins Hintertreffen kommen, dann ist es hohe Zeit, daß für die Züchtungswissenschaft viel mehr geschieht als bisher.

Aufgabe von entsprechenden staatlichen Instituten wären ferner auch Züchtungsversuche mit Pflanzen und Tieren, deren Züchtung durch Berufszüchter nicht lohnend ist z. B. die Züchtung von Obstsorten.

Eine weitere Aufgabe, die vielleicht eine sehr große praktische Tragweite hat, ist die Untersuchung der Mutationsvorgänge, die Entscheidung der Frage, ob wir durch bestimmte Außenwirkungen das Auftreten von Mutationen beeinflussen und uns so neues Auslesematerial für künstliche Züchtung schaffen können. Was wir heute über diese Dinge wissen, ist nicht der Rede wert.

Digitized by Google

Vorlesung XV

Einige Grundfragen der Artbildung im Lichte der neuen experimentellen Vererbungslehre.

Wir haben jetzt im Laufe der Vorlesungen uns mit einigen der wichtigsten Tatsachen und der wichtigsten Gesetzmäßigkeiten vertraut gemacht, welche die neue experimentelle Forschung zutage gebracht hat. Freilich ist dies nur ein kleiner Teil dessen, was man heute über diese Dinge weiß, und eine ganze Reihe von neu aufgetauchten wichtigen Problemen, die noch wenig geklärt sind, haben wir überhaupt nicht erwähnt. Aber mehr als eine Einführung in dieses Gebiet, mehr als eine Anregung und Anleitung zur weiteren selbständigen Lektüre der ins Riesenhafte angewachsenen Spezialliteratur sollen diese Vorlesungen ja auch nicht sein.

Wir wollen jetzt zum Schlusse noch zusehen, in welchem Lichte uns heute einige Grundfragen der Artbildung erscheinen. Daß das reiche Beobachtungsmaterial der letzten Jahre uns zwingt, manche überlieferte Vorstellung von der Entstehung der Arten einer sehr kritischen Prüfung zu unterziehen, das ist leicht einzusehen.

Über die Entstehung der Arten ist zwar sehr wenig experimentiert, dafür aber umsomehr theoretisiert worden. Theorien der Artbildung gibt es dutzendweise. Wir wollen nicht den Fehler machen, zu den alten schlecht fundierten Theorien noch eine neue ebenfalls nicht bessere hinzuzufügen. Wir wollen vielmehr so vorgehen, daß wir prüfen, wie einige der wichtigsten Voraussetzungen der älteren Theorien den neuen Experimenten standhalten.

Im Grunde genommen sind es nur zwei Erklärungsversuche, die allen ernsthafteren Artbildungstheorien zugrunde liegen.

Das eine Erklärungsprinzip ist die **Selektionstheorie,** das andere ist die Lehre von der **Vererbung erworbener Eigenschaften.**

Die in voller Klarheit zuerst von DARWIN ausgesprochene reine Selektionstheorie hat zwei Voraussetzungen, erstens die, daß alle Organismen beständig erblich „variieren" und dann die zweite, daß sehr viel mehr Organismen erzeugt werden, als am Leben bleiben können. Daraus folgt der „struggle for life" und daraus dann „survival of the fittest", d. h. eine natürliche Selektion der Varianten, die besser sind als die Stammrasse. Ein solcher Prozeß muß zu einer fortschreitenden Differenzierung und zu immer besserem Angepaßtsein der Organismen

Digitized by Google

führen, wenn nur die Häufigkeit und die Mannigfaltigkeit der erblichen Variationen groß genug ist.

Was die Einfachheit und die geringe Zahl von Voraussetzungen und Hilfshypothesen angeht, so ist diese DARWINsche Selektionstheorie geradezu das Ideal einer Theorie, die einen so ungeheuer komplizierten Prozeß wie den der Artbildung und vor allem der Entstehung der oft ja so ungemein „zweckmäßigen" Eigenschaften erklären will.

Die Frage ist, ob — angenommen die Voraussetzungen seien richtig — die Selektionstheorie wirklich genügt, um zu erklären was sie erklären soll. Darüber gehen die Meinungen bekanntlich sehr auseinander, es gibt manche Botaniker und viele Zoologen, welche diese Frage rundweg verneinen, die erklären, daß es nicht möglich sei, sich vorzustellen, wie bloß durch natürliche Zuchtwahl aus völlig „richtungslosen" Variationen so komplizierte Gebilde wie etwa die Augen der Wirbeltiere oder die spezialisierte Zunge eines Spechtes entstehen könnten. Zu entscheiden ist diese Frage heute nicht, dazu wären sehr langwierige Versuche nötig, an die sich bisher niemand gewagt hat.

Man hat deswegen, im Glauben an die Unzulänglichkeit der Selektionstheorie, nach anderen Erklärungsprinzipien gesucht, und glaubt vielfach in der zuerst von LAMARCK aufgestellten Theorie von der Vererbung der Eigenschaften, die ein Individuum im Laufe seines Lebens „erwirbt", einen sehr wesentlichen Faktor der fortschreitenden Entwicklung und Ausgestaltung der Organismen zu finden.

Darüber, wie im speziellen dieses „Erwerben" neuer Eigenschaften, vor allem neuer nützlicher Eigenschaften vor sich geht, gibt es innerhalb des Lamarckismus eine ganze Anzahl weiterer Theorien, die man als „Funktionslamarckismus" „Psycholamarckismus" usw. bezeichnet hat. Was aber allen diesen verschiedenen lamarckistischen Theorien gemeinsam ist, das ist die Voraussetzung, daß „erworbene" Eigenschaften, also Veränderungen, die an einem Individuum infolge von allerhand Außeneinflüssen auftreten, immer, oder doch wenigstens meistens, vererbt werden. Mit einem oder mit beiden von diesen Erklärungsprinzipien „natürliche Zuchtwahl" und „Vererbung erworbener Eigenschaften" arbeiten im Grunde genommen alle modernen Artbildungstheorien. Sehen wir zu, wie weit diese Erklärungsprinzipien im Einklang stehen mit den bekannten Tatsachen.

Die „Vererbung erworbener Eigenschaften" wollen wir zuerst analysieren. Die Frage lautet dann: hat die neue experimentelle Arbeit uns Tatsachen kennen gelehrt, die als Vererbung erworbener Eigen-

Digitized by Google

schaften im Sinne dieser Theorie gedeutet werden müssen? Diese Frage haben wir ja in Vorlesung III eingehend besprochen und wir müssen sie rundweg verneinen. Alle unsere experimentelle Erfahrung geht vielmehr dahin, daß erworbene Eigenschaften, d. h. Modifikationen in unserer Terminologie, nicht vererbt werden. Man hat eben besonders sehr häufig übersehen, daß die Modifizierung eine gewisse **Zeit** braucht, um völlig ausgebildet zu werden, und daß diese Zeit oft länger ist als die Dauer einer Generation!

Wenn wir eine Löwenzahnpflanze aus der Tiefebene in die Alpen verpflanzen, so ist nach einem Jahre etwa die Modifikation vollendet; wenn man die Pflanze noch länger unter den Bedingungen des alpinen Klimas wachsen läßt, wird sie nicht noch weiter verändert. Hier kommt also die Modifikation innerhalb der Lebensdauer eines Individuums zur völligen Ausbildung. Wenn dagegen KAMMERER (195) seine Salamander durch Kultur auf gelbem Lehmboden so modifizierte, daß sie eine mehr und mehr sich ausbreitende Gelbfärbung erhielten, so konnte er das Maximum der unter seinen Kulturbedingungen erreichbaren Modifikation nach gelb nicht in einer Generation erzielen, sondern dazu scheinen mir — nach den von ihm veröffentlichten Versuchsresultaten zu schließen — mindestens zwei, vielleicht drei Generationen nötig zu sein. Trotzdem ist aber eine derartige Umänderung der Farbe nur eine Modifikation in unserem Sinne. Vererbbares Merkmal der *Salamandra maculosa* ist nicht eine bestimmte Färbung und Zeichnung, sondern eine bestimmte — und zwar begrenzte! — Modifizierbarkeit der Färbung, und dafür, daß diese Modifizierbarkeit geändert worden sei, haben bisher die Versuche KAMMERERS keinen Anhaltspunkt gegeben.

Es ist wahrscheinlich, daß sehr häufig Unterschiede zwischen Lokalrassen oder einander sehr nahe stehenden Arten, die unter ganz verschiedenen Bedingungen leben, größtenteils auf Modifikationen beruhen, daß es also dementsprechend möglich sein wird, durch Kultur unter gleichen Bedingungen die beiden Sippen einander gleich zu machen, sei es — wie bei den Pflanzen wohl meistens — schon in einer Generation, sei es — wie vielleicht bei den höheren Tieren die Regel ist — erst in zwei oder mehreren Generationen. Zur Differenzierung von Lokalrassen — die nicht konstant sind — mögen diese Modifikationen führen, aber zu einer irgendwie fortschreitenden Differenzierung, zur Ausbildung wirklich neuer Merkmale führen sie nicht.

Es bliebe also den unentwegten Lamarckianern nur der Einwand übrig, daß Modifizierungen, die **sehr** viele Generationen hindurch immer in gleicher Weise eingewirkt haben, schließlich zu erblichen Änderungen, d. h. zu einer Änderung der Modifizierbarkeit führen.

Digitized by Google

Bewiesen ist das nicht und ebensowenig freilich das Gegenteil. Wer also will, kann heute noch mit der Vererbung erworbener Eigenschaften als einem wesentlichen Faktor der Artbildung rechnen, nur muß er sich klar sein, daß er dann mit einer völlig unbewiesenen Voraussetzung arbeitet.

Eine zweite Voraussetzung, die wenigstens ein großer Teil der im weitesten Sinne lamarckistischen Theorien macht, ist die, daß die Organismen die Fähigkeit besäßen, direkt „nützliche" neue Eigenschaften anzunehmen, daß das „Bedürfnis" nach einer neuen nützlichen Eigenschaft diese „direkt bewirke" um hier einen Ausdruck von NAEGELI (258) zu gebrauchen. Diese Fähigkeit sei eine weiter nicht zu erklärende Eigenschaft aller Organismen.

Viel Befriedigung gewährt diese Erklärung nicht, gerade das, was erklärt werden soll, wird ja hierbei als Erklärungsprinzip angenommen, und die Ansicht, daß wirklich ganz allgemein die Organismen die Fähigkeit hätten, durch „direkte Bewirkung" von allerhand Außeneinflüssen direkt nützliche neue Eigenschaften anzunehmen, ist sicher unrichtig. Es ist merkwürdig, mit welcher Zähigkeit vielfach auch heute noch an dieser Ansicht festgehalten wird. Wahrscheinlich liegt das an einem sehr oft gezogenen unberechtigten Schluß aus einer an sich richtigen Beobachtung.

Es ist eine allen Botanikern geläufige Tatsache, daß bei vielen Pflanzen durch allerhand Außeneinflüsse nützlich erscheinende Änderungen im anatomischen Bau usw. hervorgerufen werden.

Zieht man Mangrovepflanzen in gewöhnlichem salzfreiem Boden und versorgt sie reichlich mit Wasser, so bilden sie Blätter aus mit dünner Cuticula und mit nicht eingesenkten Spaltöffnungen, während sie auf ihrem natürlichen Standort im salzigen Meerwasser, wo die Wasserzufuhr stark erschwert ist, durch dicke Cuticula und stark eingesenkte Spaltöffnungen gegen zu starken Wasserverlust geschützt sind. Wir sehen also, daß tatsächlich durch die veränderten Außeneinflüsse — reichliche Wasserversorgung — diese Pflanzen in direkt vorteilhafter Weise verändert werden. Solche Beispiele ließen sich leicht zu hunderten aufzählen, und daraus sind dann oft die Schlüsse gezogen worden, daß eben diese direkte Anpassungsfähigkeit eine ganz allgemeine, allen Organismen inhärente, nicht weiter erklärbare Eigenschaft sei, und genau so wie in unserem Beispiel durch den Einfluß der veränderten Lebenslage ganz direkt in der Mangrovepflanze eine neue nützliche Eigenschaft — dünne Cuticula — hervorgerufen werde, genau ebenso seien überhaupt die zahlreichen nützlichen Eigenschaften, das „Angepaßtsein" der Organismen zustande gekommen.

Digitized by Google

Diese Schlußfolgerung hat viele Mängel; für uns ist sie unannehmbar, weil wir in der geschilderten Veränderung, welche die Mangrovepflanze erleidet, gar keine „Entstehung eines neuen Merkmales" sehen können, sondern nur eine Modifizierung. Vererbbares und charakteristisches Merkmal unserer Mangrovepflanze ist nicht eine bestimmte Dicke der Cuticula und eine bestimmte Form der Spaltöffnungen, sondern nur eine typische Art und Weise, auf die verschiedenen Außeneinflüsse innerhalb gewisser Grenzen mit einer bestimmten Cuticuladicke und einer bestimmten Form der Spaltöffnungen zu reagieren.

Das „nützliche Merkmal" besteht nicht in einer bestimmten Cuticuladicke, sondern in der Fähigkeit, je nach der Wasserzufuhr usw. eine mehr oder weniger dicke Cuticula auszubilden, und speziell in der Fähigkeit, unter Umständen eine sehr dicke Cuticula zu produzieren, eine dickere als viele andere Pflanzen.

Genau in gleicher Weise sind überhaupt alle nützlichen Merkmale im Grunde genommen immer nur bestimmte **„vorteilhafte Modifizierbarkeiten"**. Vor allem bei Pflanzen, die bald unter diesen, bald unter jenen voneinander sehr verschiedenen Verhältnissen zu leben gezwungen sind, z. B. bei den amphibischen Pflanzen ist das sehr auffällig. Kultiviert man einen Wasserhahnenfuß *Ranunculus aquatilis* im Wasser, so bildet er Blätter aus, die ganz ausgesprochen vorteilhaft für ein Leben unter Wasser gebaut sind, bei Kultur auf dem Lande dagegen bildet er Blätter, die ganz vorteilhaft für ein Leben in der Luft eingerichtet sind. Das nützliche Merkmal dieser *Ranunculus*-Art ist also nicht eine bestimmte Blattform, sondern auch wieder seine „Reaktionsweise", seine typische Modifizierbarkeit. Hier in diesem Beispiele ist dies ja sehr augenfällig, aber im Grunde genommen ist diese Sache überall die gleiche. Ein „Angepaßtsein" eines Organismus besteht nicht in einer bestimmten Form, Farbe, Struktur usw., sondern immer nur darin, daß er durch die Außenbedingung, unter denen er lebt, in vorteilhafter Weise modifizierbar ist.

Wenn wir also fragen und erklären wollen, wie die vorteilhaften Eigenschaften der Organismen entstanden sind, so lautet im Grunde genommen die Frage immer: Wie ist die vorteilhafte **Modifizierbarkeit** entstanden? Auf diese Frage, die uns allein interessiert, geben aber die Theorie der „direkten Bewirkung", der „Psycholamarckismus" usw. keine Antwort. Diese Theorien machen alle gerade das zur Voraussetzung, was erklärt werden soll!

Digitized by Google

Wie steht es nun mit den Voraussetzungen der anderen Theorie, der Selektionstheorie, daß alle Organismen beständig erbliche Variationen als Auslesematerial produzieren?

Als Auslesematerial können solche Variationen nur dann genügen, wenn sie nicht allzu selten auftreten und vor allen Dingen, wenn sie in sehr großer Mannigfaltigkeit entstehen. DARWIN selbst war der bestimmten Ansicht, daß die Zahl und Mannigfaltigkeit der erblichen Variationen als Auslesematerial genüge. Seit DARWIN ist aber das, was er als hereditary variations, als Auslesematerial im Kampf ums Dasein angesehen hat, sehr weitgehend analysiert worden. DARWINS hereditary variation ist nur ein Sammelname für ganz verschiedene Dinge und wir wissen heute, daß die Auslese von solchen Variationen ein sehr verschiedenes Ergebnis haben muß, je nachdem, um welche Kategorie der Variationen es sich handelt.

Was DARWIN unter „Variationen" verstand, ist dreierlei, nämlich:

1. bei allogamen Organismen, z. B. bei sehr vielen Pflanzen, auch „wilden" Spezies ist Variation im Sinne DARWINS zum Teil nur ein Ausdruck dafür, daß das, was wir als eine Spezies mit einem Namen bezeichnen, in Wirklichkeit besteht aus einem Gemenge von zahlreichen kleinsten systematischen Einheiten. Wenn wir sehen, daß z. B. die Individuen eines Rasens einer blaugrünen Alge *Oscillaria sancta*, z. B. sehr deutlich erblich variieren, so rührt dies daher, daß dieser Bestand aus einem Gemenge verschiedener Linien besteht. Isolieren wir ein Individuum — einen einzelnen Faden — und ziehen uns daraus einen neuen Bestand heran, so fehlt auf einmal, abgesehen von einzelnen Mutationen, die vorher auffällige erbliche Variation gänzlich.

2. Bei allogamen Organismen beruht der größte Teil der erblichen Variationen auf dem, was wir Variation durch Neukombination genannt haben, d. h. also auf dem beständigen Entstehen und Vergehen von Kombinationen mendelnder Faktoren.

3. Bei allogamen und autogamen Organismen besteht ein kleiner Teil der erblichen Variationen im Sinne DARWINS aus dem, was wir Mutationen genannt haben, d. h. aus erblichen Variationen, welche nicht bloß auf der Neukombination schon bestehender Verschiedenheiten beruhen, sondern wo Verschiedenheiten aus andern meist unbekannten Ursachen neu entstehen.

Es ist deshalb die Frage, wie wirkt die natürliche Zuchtwahl auf diese drei unterscheidbaren Kategorien von erblicher Variation ein?

Wir wollen uns das an konkreten Beispielen klarmachen.

Wir gehen aus von einem Bestand von Hafer, der aus einer großen Zahl von verschiedenen Linien besteht. Unsere gewöhnlichen, nicht weiter durch sorgfältige Züchtung gereinigten Landhafersorten,

Digitized by Google

also der Hafer, den Landwirte aussäen, die nicht irgendwoher einheitliches reines Saatmaterial beziehen, oder sich selbst welches gezüchtet haben, stellen ein solches Gemisch von sehr zahlreichen, oft von hunderten von Linien dar. Diese Linien sind sehr ungleich widerstandsfähig gegen allerhand Pilzkrankheiten, Rost etwa, von wenig empfänglichen Linien bis zu ganz hochgradig empfänglichen gibt es eine lange Reihe von Abstufungen der Empfänglichkeit.

Wenn nun in der Gegend, wo diese Haferpopulation angebaut wird, mehrere Jahre hindurch Rost sehr stark auftritt — infolge der Witterungsverhältnisse etwa — dann wird in der Haferpopulation ein Ausleseprozeß erfolgen. Die Individuen, welche den stark empfänglichen Linien angehören, werden größtenteils getötet werden, die, welche den ganz oder fast ganz immunen Linien angehören, werden sich nahezu unvermindert entwickeln und fortpflanzen. Die Folge wird sein, daß nach einigen Jahren infolge dieses Selektionsprozesses die stark rostempfänglichen Linien ausgestorben sind, und daß die Population jetzt nur aus den ganz wenig empfänglichen Linien zusammengesetzt ist. Soweit wird also die Selektion Erfolg haben, aber auch nur soweit. Denn hier bewirkt die Selektion nur eine Auslese der am wenigsten rostempfänglichen unter den ursprünglich schon **vorhandenen** Linien, und wenn erst einmal diese Isolierung erreicht ist, dann wird auch eine noch so lange fortgesetzte Selektion wirkungslos bleiben, — wenn nicht zufällig durch eine Mutation eine noch weniger rostempfängliche reine Linie entsteht.

Etwas anders ist der Verlauf eines natürlichen Selektionsprozesses, wenn Variation durch Neukombination das Auslesematerial liefert. Wir wollen annehmen, wir hätten auf irgend einem räumlich isolierten Gebiete, etwa einer Insel, eine Population von Mäusen, die aus verschiedenfarbigen Individuen besteht, etwa aus braunen und gelben. Setzt in einer solchen Population ein Ausleseprozeß ein, der z. B. die gelben Tiere begünstigt, etwa weil diese die beste Schutzfärbung hätten, dann wird der Ausleseprozeß ziemlich rasch dahin führen, daß nur noch gelbe Mäuse übrig bleiben, weil **alle** gelben Tiere in diesem Falle homozygotisch sind und nur gelbe Nachkommen erzeugen. Werden alle dunkelgefärbten Tiere ausgemerzt, dann bleibt bald nur ein Bestand von homozygotisch gelben Tieren übrig. Damit ist dann freilich auch die Wirkung der Selektion zu Ende, — wenn nicht durch Mutation eine noch hellere Sippe entsteht etwa dadurch, daß in einem Tiere der Faktor D verloren geht oder gar der Faktor A. (Vgl. Vorl. XI.)

Wesentlich anders wird der Verlauf des Selektionsprozesses sein, wenn nicht die hellsten, sondern die dunkelsten Mäuse einer solchen Population am besten angepaßt sind, wenn also die hellen Mäuse durch

Digitized by Google

natürliche Auslese ausgemerzt werden. Hier wird die Selektion nur sehr langsam wirken und nicht zu einer konstanten homozygotischen braunen Rasse führen. Die Ursache davon ist die, daß wenn auch alle gelben Tiere ausgemerzt werden, die heterozygotisch braunen Tiere, die in ihrer Nachkommenschaft wieder gelbe Tiere geben, nicht eliminiert werden. Durch ein viele Generationen hindurch wirkendes Ausmerzen aller hellen Tiere wird zwar bald bewirkt, daß die übergroße Mehrzahl aller übrigbleibenden Tiere dunkelgefärbt ist, aber weiter, d. h. bis zu einer völligen Reinzucht einer ausschließlich aus homozygotisch dunklen Tieren bestehenden Rasse wird es wohl nie kommen. Das liegt daran, daß, wenn nur noch sehr wenige Heterozygoten unter sehr vielen homozygotisch dunklen Tieren sich befinden, es nur selten vorkommt, daß zwei Tiere, die zufällig beide heterozygotisch sind, sich paaren, und daß dann helle Tiere entstehen, die weiterhin eliminiert werden. Meistens werden vielmehr die heterozygotischen sich mit homozygotisch dunklen Tieren paaren und eine nur aus dunklen Tieren bestehende Nachkommenschaft ergeben, die freilich zur Hälfte aus Heterozygoten besteht.

In diesem Falle wird meistens ein auch noch so scharfer Selektionsprozeß nur dazu führen, daß eine Population entsteht, die in der großen Mehrzahl aus homozygotischen dunklen Tieren besteht, die aber noch einen gewissen Prozentsatz von heterozygotischen Tieren aufweist. Es werden auch nach einer viele Generationen lang wirksamen Selektion immer wieder ab und zu einige helle Tiere auftauchen, immer dann nämlich, wenn einmal zufällig zwei Heterozygoten sich paaren. — Tiere, die dunkler sind als die schon bei Beginn der Selektion vorhandenen dunkelsten Tiere, werden aber durch einen solchen Selektionsprozeß auch nicht geschaffen, — wenn nicht durch Mutation dunklere Tiere inzwischen entstanden sind. Wir sehen also, daß die Selektion in solchen Populationen weder bei den autogamen noch bei den allogamen Organismen mehr bewirken kann, als bestenfalls eine Isolierung einer auch schon beim Beginn des Prozesses vorhandenen Sippe. Mit anderen Worten, Auslesematerial, das zu einer fortschreitenden Entwicklung führt, liefern diese beiden besprochenen Kategorien von erblichen Variationen nicht. Voraussetzung für einen dauernden Erfolg eines Selektionsprozesses, für eine stetig fortschreitende Entwicklung ist das Auftreten von wirklich neuen erblichen Variationen, d. h. von Mutationen nach unserer Definition. Die Selektionstheorie steht und fällt also damit, ob es sich zeigt, daß die Mutationen wirklich häufig genug vorkommen, um einen wirksamen Selektionsprozeß zu ermöglichen, oder ob dies nicht der Fall ist. —

Digitized by Google

Es ist daher die Frage, kommen Mutationen so häufig und in so großer Mannigfaltigkeit vor, daß sie als Auslesematerial bei „natürlicher Zuchtwahl" genügen, um eine Entwicklung nach einer bestimmten vorteilhaften Richtung hin zu ermöglichen? Diese Frage ist vorläufig nicht zu beantworten. Unser Wissen über die Häufigkeit von Mutationen ist ungefähr gleich Null. Wie schon in Vorl. XI hervorgehoben wurde, beweist die Zahl der in unseren Versuchen gefundenen Mutationen sehr wenig. Es ist möglich, ja sogar wahrscheinlich, daß kleine Mutationen, deren Modifikationskurven mit derjenigen der Ausgangsrasse transgredieren, meistens übersehen werden. Umfassende quantitative Mutationsversuche sind notwendig, um diese wichtigste Frage der experimentellen Artbildungslehre zu entscheiden.

Auch sehr viele Einzelfragen der Artbildungslehre erscheinen heute schon in einem ganz anderen Lichte. Allein durch die Erkenntnis, daß jede beliebige Außeneigenschaft, Haarfarbe eines Tieres, Blütenform einer Pflanze usw. von sehr zahlreichen Erbeinheiten abhängt, und daß diese Erbeinheiten unabhängig voneinander durch Mutation entstehen und vergehen und unabhängig voneinander vererbt werden, wird das Wesen und die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung in ein ganz neues Licht gerückt. Entsteht oder verschwindet in einer sich ungeschlechtlich oder autogam fortpflanzenden Spezies in einem Individuum eine Erbeinheit, so ist damit nur eine einzige erbliche Variation als neues Auslesematerial gegeben, aber in einer allogam sich fortpflanzenden Art ist durch Kombination der neuen Sippe mit allen vorhandenen alten gleich eine sehr große Zahl neuer Variationen gegeben. Im Grunde genommen wird damit die Zahl der schon vorhandenen Variationen einfach verdoppelt. Vor allem hängt nun ferner aber auch ein Außenmerkmal, z. B. eine bestimmte Blütenfarbe, so gut wie immer von mehreren Erbeinheiten ab. Es könnte z. B. rote Blütenfarbe für eine autogame Spezies, etwa für Bohnen, vorteilhaft sein. Wir hätten nun eine Population von Bohnen, die weiße Blüten hat, und zwar sollen ihnen 3 Faktoren der roten Farbe fehlen. Es kann nun durch Mutation in einer solchen weißen Bohnenpopulation in einer Pflanze der eine Faktor für rote Farbe, in einer andern Pflanze der zweite Faktor und in einer dritten Pflanze der dritte Faktor entstehen. Alle diese Mutationen werden keine Veränderung der Blütenfarbe hervorrufen. Hätten wir aber den gleichen Vorgang in einer allogamen Art, dann würden durch die Kreuzung und die Neukombinationen der Erbeinheiten sehr rasch die 3 Faktoren, auch wenn sie

Digitized by Google

in ganz verschiedenen Individuen entstanden sind, auch einmal in einem Individuum zusammenkommen. Bei der autogamen Spezies würde dagegen eine rote Blütenfarbe nur dann entstehen, wenn einmal in der gleichen Sippe gleichzeitig oder hintereinander alle 3 Mutationen erfolgen. Daß da die allogamen Organismen bessere Aussichten haben, daß ein solches neues Merkmal auftritt, ist klar.

Ferner müssen nun aber auch allogame Organismen, wenn sie unter natürlicher Zuchtwahl stehen, eine sehr viel größere **„Plastizität"** zeigen. Was wir darunter verstehen wollen, werden wir gleich hören. Haben wir eine große Population von zahlreichen reinen Linien einer **auto**gamen Pflanze, etwa von Bohnen, mit verschiedener Blütenfarbe, so wird ein hier einsetzender scharfer Selektionsprozeß etwa auf rote Blütenfarbe hin sehr rasch zu einer Isolierung von reinen Linien mit roter Blütenfarbe führen, die konstant bleiben, außer wenn durch Mutationen farblose Individuen auftreten. Ändern sich nun die Außenbedingungen, erfolgt eine scharfe Selektion in einer anderen Richtung, etwa auf weiße Blüten hin, so bieten die allein übrig gebliebenen roten Linien **keinerlei** Auslesematerial, die Art stirbt vielleicht aus. Ganz anders ist der Hergang in einem Bestand eines **allo**gamen Organismus. Ein auch noch so scharfer Selektionsprozeß führt hier im allgemeinen auch nach jahrelanger Wirkung nicht zur völligen Reinzucht, nicht zur Isolierung reiner **homo**zygotischer Rassen. Erinnern Sie sich an den Selektionsversuch mit braunen und gelben Mäusen, den wir vorhin besprochen haben. Auch wenn jahrzehntelang alle gelben Tiere vernichtet werden, wenn also ganz scharf auf braune Haarfarbe hin selektiert wird, dann bleiben doch immer noch heterozygotische Tiere übrig; und sollten sich die Bedingungen ändern und nun die gelben Tiere im Vorteil sein, so könnte durch natürliche Selektion aus dem vorher äußerlich nahezu homogenen braunen Mäusevolk eine gelbe Rasse hervorgehen. Nur wenn die selektierte Eigenschaft ausschließlich auf dem Fehlen von Erbeinheiten beruht, dann führt auch bei allogamen Organismen ein natürlicher Selektionsprozeß zu einer ganz konstanten Rasse, aber dies ist nur ein sehr seltener Spezialfall.

Dies sind aber alles Konsequenzen unserer neuen Erkenntnis, die jeder von Ihnen selbst ziehen kann, ich will hier nicht weiter auf Einzelheiten eingehen, vor allem nicht auf allzu viele theoretische Einzelheiten.

Gerade für die Artbildungslehre gilt heute ganz besonders der Satz, den JOHANNSEN (190) vor einigen Jahren für die Vererbungslehre ausgesprochen hat, und den wir als Schlußsatz und als Programm für die Zukunft hier an das Ende unserer Betrachtungen stellen wollen:

Digitized by Google

„Treatment — mathematical, philosophical and fantastical — may be disputable; what we want in much higher degree than commonly admitted — are well analysed pure and clear elementary premises.“

Also: Viel mehr Experimentieren und weniger Theoretisieren ist die Parole für die nächste Zeit!

Druckfehler

Auf Seite 124 Zeile 7 von unten lies: **166** gelb **statt 116 gelb.**

Digitized by Google

Literatur

Zur weiteren Einführung in das Gebiet sei vor allem auf JOHANNSENS treffliche „Elemente der exakten Erblichkeitslehre“ (Jena, Fischer 1909) verwiesen. Eine sehr umfassende Bearbeitung des „Mendelismus“ das heißt speziell der Spaltungsgesetze der Bastarde bieten BATESONS „Mendels Prinziples of Heredity“. Cambridge University Press 1909.

Die nachstehende Liste von speziellen Arbeiten über Vererbung macht durchaus keinen Anspruch auf Vollständigkeit, sie soll nur eine erste Orientierung über die Literatur geben. Wer sich eingehender mit einem Spezialgebiet beschäftigen will, wird aber wohl leicht mit Hilfe der hier zitierten Arbeiten die übrige Spezialliteratur, vor allem die ältere, finden können.

Seit dem Jahre 1908 wird in der „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ (Berlin, Borntraeger) die in ganz erstaunlicher Weise anwachsende Literatur über Vererbung und Artbildung in etwa vierteljährlich erscheinenden Listen zusammengestellt.

(Verzeichnis einiger Abkürzungen s. S. 286.)

1) **Ackermann, A.** Tierbastarde, Zusammenstellung der bisherigen Beobachtungen. Abhandlungen und Berichte des Vereines für Naturkunde in Kassel. I. Wirbellose. Bd. **42** 1896/1897. S. 103—121. II. Wirbeltiere. Bd. **43** 1897/1898. S. 1—79.

2) **Babák, Edward.** Experimentelle Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre. A. f. Entwmech. **21** 1906. S. 611.

3) **Balls, W. L.** Studies in Egyptian Cotton. Yearb. Agric. Soc. Cairo 1907.

4) **Barber, M. A.** On heredity in certain Microorganisms. Kansas University. Science Bull. **4** 1907. Nr. 1.

5) **Barfurth, D.** Experimentelle Untersuchung über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern. I. Mitteilung. Der Einfluß der Mutter. Arch. f. Entwicklungsmechanik d. O. **26** 1908. S. 631. II. Mitteilung. Der Einfluß des Vaters, ebenda **27** 1909. S. 653.

6) **Bateson, W.** Note on the resolution of compound characters by crossbreeding. Proc. Cambridge Phil. Soc. **12** 1902. S. 50.

Digitized by Google

7) **Bateson, W.** The present state of knowledge of colour heredity in mice and rats. Proc. Zool. Soc. 2 1993. S. 71.
8) — The progress of Genetics since the rediscovery of Mendels papers. Progressus rei Botanicae. 1 1906. S. 368.
9) — An adress on Mendelian heredity and its application to Man. Brain 29 1906. S. 157.
10) — Trotting and Pacing: Dominant and Recessive? Science N. S. 26 1907. S. 908.
11) — Mendels Principles of Heredity, Cambridge University Press, 1909.
12) **Bateson, W.** and **Gregory, R. P.** On the inheritance of Heterostylism in Primula. Proc. Roy. Soc. B., 76 1905. S. 581.
13) **Bateson, W.** and **Punnett, R. C.** The Heredity of Sex. Science, N. S. 27 1908. S. 785—787.
14) **Bateson, W., Saunders, E. R., Punnett, R. C., Durham, T. M., Doncaster, L., Marryat, D. C. E.** u. a. Reports of the Evolution Committee of the Royal Society. London, Harrison a. Sons. Rep. I 1902, Rep. II 1905, Rep. III 1906, Rep. IV 1908, Rep. V 1909.
15) **Baur, E.** Über die infektiöse Chlorose der Malvaceen. Sitzungsber. Kgl. preuß. Akad. Wissensch. Berlin. 1906. S. 11.
16) — Über infektiöse Chlorosen bei Ligustrum Laburnum, Fraxinus, Sorbus und Ptelea. Ber. Deutsch. Botan. Ges. 25 1907. S. 410.
17) — Untersuchungen über die Erblichkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von Antirrhinum majus. Ber. Deut. Bot. Ges. 25 1907. S. 442, u. Zt. f. indukt. Abstammung u. Vererbungslehre, I. 1908, S. 124.
18) — Einige Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre. Beihefte z. Med. Klinik. 1908, IV. S. 265.
19) — Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort" von Pelargonium zonale. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. 1 1909. S. 330—351.
20) — Pfropfbastarde, Periclinalchimären und Hyperchimären. Ber. Deutsch. Botan. Ges. 27 1909. S. 603—605.
21) — Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum. Zeitschr. Abst. Vererbungslehre. 3 1910. S. 34—98.
22) — Pfropfbastarde. Biolog. Zentralblatt. 30 1910. S. 497—514.
23) — Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei Melandrium, Antirrhinum und Aquilegia. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre. 4 1910. S. 81.
24) **Beijerinck, M. W.** Über die Entstehung von Cytisus purpureus aus Cytisus Adami. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 26a 1908. S. 137—142.
25) **Beseler, O.** Erfahrungen in der Getreidezüchtung. Jahrbuch d. Deutsch. Landwirtschaftsgesellschaft 1909. S. 189.
26) **Biffen, R. H.** Mendel's laws of inheritance and Wheat breeding. Journ. Agric. Sci. 1 1905.
27) — Studies in the inheritance of disease-resistance. Journ. agric. Sci. 2 1907. S. 109.
28) — The Hybridisation of Barleys. Ibid. 2 1907. S. 183.
29) — On the inheritance of strength in Wheat. Journal Agric. Sci. 1909. S. 86.
30) **Bitter, G.** Dichroismus und Pleochroismus als Rassencharaktere. Festschrift für Ascherson, Berlin (Borntraeger) 1904.
31) — Oxalis stricta L. var. decumbens n. var., eine Mutation. Abh. Naturw. Vereins Bremen. 19 1908. S. 298—300.

Digitized by Google

32) **Bitter, G.** Zur Frage der Geschlechtsbestimmung von Mercurialis annua durch Isolation weiblicher Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **27** 1909. S. 120.
33) **Blakeslee, A. F.** The biological significance and control of sex. Science N. S. **25** 1907. S. 366.
34) **Blaringhem, L.** Recherches sur les hybrides d'Orges. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. **146** 1908. S. 1293—1295.
35) — Mutation et traumatismes. Étude sur l'évolution des formes végétales. Paris. 1908. 8°. S. 248.
36) — Sur les hybrides d'Orges et la loi de Mendel. C. R. Ac. Sc. Paris. **148** 1909. S. 854—857.
37) **Bonnier, C.** Recherches expérimentales sur l'adaption des plantes au climat alpin. Ann. d. scienc. nat. Botanique. Ser. 7. T. 20.
38) — Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. Revue gén. de Botan. **7** 1896.
39) **Boveri, Th.** Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsbericht der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie. München. **5** 1889.
40) — Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. A. f. Entwm. **2** 1896. S. 393—443.
41) — Über den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. A. f. Entwm. **16** 1903. S. 340.
42) — Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns. (Zellen-Studien, Heft 6). Jena (Fischer) 1907.
43) — Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmnng. Sitz.-Ber. Phys. Med. Gesellsch. Würzburg. 1908/09.
44) **Brainerd, E.** Hybridism in the genus Viola. Rhodora. **6** 1904. S. 213.
45) — Pt. II. Ibid. **8** 1906. S. 6.
46) — Pt. III. Ibid. **8** 1906. S. 49.
47) — Mendel's Law of Dominance in Viola. Ibid. **9** 1907. S. 211.
48) — The behaviour of the seedlings of certain violet hybrids. Science, N. S. **25** 1907. S. 940.
49) **Burckhardt, F.** Über Farbenblindheit. Verh. d. Naturf. Ges. Basel. Bd. 1873. S. 566.
49a) **Burk, A.** Mutation bei einem der Koligruppe verwandten Bakterium. Arch. f. Hygiene. **65** 1908. S. 235.
50) **Buder, J.** Studien an Laburum Adami. Ber. Deutsche Bot. Ges. **28** 1910. S. 188—192.
51) **Castle, W. E.** The heredity of „Angora" Coat in Mammals. Science, N. S. **28** 1903. S. 760.
52) — The Heredity of Sex. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. **40** 1903.
53) — Heredity of Coat Characters in Guinea-pigs and Rabbits. Carnegie-Instit. of Washington. Publ. No. 23 1905.
54) — Yellow Mice and Gametic Purity. Science, N. S. **24** 1906. S. 275.
55) — The Origin of a Polydactylous Race of Guinea-pigs. Carnegie-Instit. of Washington. Publ. 49 1906.
56) — On a Case of Reversion induced by Cross-Breeding and its Fixation. Science, N. S. **45** 1907. S. 151.
57) — Colour-varieties of the Rabbit and of other Rodents. Science, N. S. **26** 1907. S. 287.
58) — A Mendelian view of sex-heredity. Science, N. S. **29** 1909. S. 395—400.
59) **Castle, W. E.** and **Allen, G. M.** The Heredity of Albinism. Proc. Am. Ac. Arts and Sci. **38** 1903. S. 603.

Digitized by Google

60) **Castle, W. E.** and **Forbes, A.** Heredity of Hair-length in Guinea-pigs and its bearing on the theory of pure Gametes. Publ. Carnegie Instit. Washington. No. 49 1906.

60a) **Castle, W. E.** and **Little, C. C.** On a modified mendelian ratio among yellow mice. Science, N. S. **32** S. 768.

61) — with **Carpenter, Clark, Mast** and **Barrows.** The effects of inbreeding, cross-breeding and selection upon the fertility and variability of Drosophila. Proc. Am. Acad. of Arts and Sci. **41** 1906.

62) — in collab. with. **Walter, Mullenix** and **Cobb.** Studies of Inheritance in Rabbits. Carnegie-Institution-Publications, Washington. No. 114 1909.

63) **Correns, C.** Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **17** 1899. S. 410.

64) — G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **17** 1900. S. 158.

65) — Über Levkoyenbastarde. Zur Kenntnis der Grenzen der Mendelschen Regeln. Bot. Centr.-Bl. **84** 1900. S. 97.

66) — Gregor Mendels „Versuche über Pflanzenhybriden" und die Bestätigung ihrer Ergebnisse durch die neuesten Untersuchungen. Bot. Ztg. **58** 1900. S. 230.

67) — Bastarde zwischen Maisrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. Bibliotheca botanica. Heft 53. 1901.

68) — Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **19** 1901. S. (71).

69) — Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **20** 1902. S. 159.

70) — Über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen. Erste Mitteilung. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **20** 1902. S. 594.

71) — Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsen-Typus. Bot. Ztg. **60** 1902. S. 66.

72) — Über die dominierenden Merkmale der Bastarde. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **21** 1903. S. 133.

73) — Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale und der Mosaikbildung der Bastarde. Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch. **21** 1903. S. 195.

74) — Die Merkmalspaare beim Studium der Bastarde. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **21** 1903. S. 202.

75) — Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des Hyoscyamus niger. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **22** 1904. S. 517.

76) — Experimentelle Untersuchungen über die Gynodioecie. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **22** 1904. S. 506.

77) — Weitere Untersuchungen über die Gynodioecie. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **23** 1905. S. 452.

78) — Einige Bastardierungsversuche mit anormalen Sippen und ihre allgemeineren Ergebnisse. Jahrb. f. wissensch. Bot. **41** 1905. S. 458.

79) — Über Vererbungsgesetze. Vortrag. Berlin, Borntraeger. 1905.

80) — Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli. Abh. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-phys. Cl. **29** 1905. S. 189.

81) — Zur Kenntnis der scheinbar neuen Merkmale der Bastarde. Zweite Mitteilung über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **23** 1905. S. 70.

82) — Ein Vererbungsversuch mit Dimorphotheca pluvialis. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1906. XXIV. S. 162.

Digitized by Google

83) **Correns, C.** Die Vererbung der Geschlechtsformen bei gynodiöcischen Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **24** 1906. S. 459.
84) — Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflußbarkeit. Jahrb. Wiss. Bot. **44** 1907. S. 124.
85) — Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes. Berlin u. Leipzig, Borntraeger. 1907.
86) — Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. **45** 1908. S. 661.
87) — Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiöcischen Pflansen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **26a** 1908. S. 686.
88) — Vererbungsversuche mit blaß- (gelb) grünen und buntblättrigen Sippen bei Mirabilis Jalapa, Urtica pilulifera u. Lunaria annua. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. **1** 1909. S. 291—329.
89) — Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. **2** 1909. S. 331.
90) — Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreift blühenden Mirabilis-Sippen. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. **28** 1910. S. 418.
91) **Coutagne, G.** Recherches expérimentales sur l'hérédité chez les vers à soie. Bull. sci. France et Belgique. **36** 1902.
92) **Cramer, P. J. S.** Kritische Übersicht der bekannten Fälle von Knospenvariation. Naturk. Verhandl. v. d. Hollandsche Maatsch. d. Wet. Haarlem. 3. Verz., Deel VI. 3. Stuck. Harlem 1907.
93) **Crampe.** Zucht-Versuche mit zahmen Wanderratten. Landwirtsch. Jahrb. **12** 1883, S. 389 und **13** 1884, S. 699.
94) **Cuénot, L.** La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les souris. Arch. Zool. exp. et gén. Notes et Revue. 1902.
95) — 2me note. Ibid. 1903.
96) — 3me note. Ibid. 1904.
97) — 4me note. Ibid. 1905.
98) — 5me note. Ibid. 1907.
99) — Un paradoxe héréditaire chez les souris. Bull. Mens. de la Reunion Biol. de Nancy. 1904. S. 1050.
100) — Sur quelques anomalies apparentes des proportions Mendéliennes. Arch. d. Zool. exp. et gén. Notes et Revue. 1908/09.
101) **Daniel, L.** La variation dans la greffe et l'hérédité des charactères acquis. Ann. des Sciences. Nat., Botan. S. VIII T. 8. 1899.
102) **Darbishire, A. D.** On the result of Crossing Round with Wrinkled Peas, with especial Reference to their Starch Grains. Proc. Roy. Soc. B. **80** 1908. S. 122.
103) — Note on the Results of Crossing Japanese Waltzing Mice with European Albino Races. Biometrika. **2** 1902. S. 101; ebenda **3**. S. 1.
104) **Davenport, C. B.** Colour inheritance in Mice. Wonderhorses and Mendelism. Science, N. S. **19** 1904. S. 110.
105) — Origin of black Sheep in the Flock. Science, N. S. **22** 1905. S. 674.
106) — Inheritance in Poultry. Publ. Carnegie Inst., Nr. 52 1907.
107) — Determination of Dominance in Mendelian Inheritance. Proc. Amer. Phil. Soc. **47** 1908. S. 59.
108) — Degeneration, Albinism and Inbreeding. Science, N. S. **28** 1908. S. 454.
109) — Inheritance in Canaries. Publ. Carnegie Inst. Washington, Nr. 95. 1908.

Digitized by Google

110) **Davenport, C. B.** and **Davenport G. C.** Heredity of Eye-Colour in Man. Science. N. S. **26** 1907. S. 589.
111) — — Heredity of Hair-form in Man. Amer. Nat. **42** 1908. S. 341.
111a) — — Heredity of skin pigmentation in man. Americ. Natural. **44** 1910. S. 641.
112) **Detto, C.** Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem usw. Jena 1904.
113) **Doncaster, L.** On the Inheritance of Tortoiseshell and Related Colours in Cats. Proc. Camb. Phil. Soc. **13** 1904. S. 35.
114) — On the Inheritance of Coat Colour in Rats. Proc. Camb. Phil. Soc. **13** 1905. S. 215.
115) — Sex inheritance in the moth Abraxas grossulariata and its variety lacticolor. Rep. Evol. Comm. IV. 1908.
116) — Recent work on the determination of sex. Science Progress. 1909. S. 90—104.
117) **Doncaster, L.** and **Marshall, F. H. A.** The effect of one-sided Ovariotomy on the sex of the offspring. Journ. of Genetics. **1** 1910. S. 70.
118) **Doncaster, L.** and **Raynor, G. H.** Breeding experiments with Lepidoptera. Proceed. Zool. Soc. London. **1** 1906. S. 125.
119) **Dorfmeister, G.** Über Arten und Varietäten der Schmetterlinge. Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark. 1863/64.
120) — Über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperioden angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Ebenda. 1864.
121) — Über den Einfluß der Temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten. Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark. 1879.
122) **Drinkwater, H.** An account of a Brachydactylous Family. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. **28** 1908. S. 35.
123) **Durham, F. M.** A Preliminary Account of the Inheritance of Coat-colour in Mice. Rep. Evol. Comm. IV. 1908. S. 41.
124) **Durham, T. M.** and **Marryat, D. C. E.** Inheritance of sex in Canaries. Rep. Evol. Comm. IV. 1908.
125) **East, E. M.** The Relation of Certain Biological Principles to Plantbreeding. Bull. 158 Connecticut Agric. Exp. Station. 1907.
126) — A mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. The Americ. Natural. **44** 1910. S. 65—82.
127) **Edler, W.** Ein Beitrag zur Frage des Vorkommens von Pfropfmischlingen. Fühlings Landw. Zeitschr. **57** 1908. S. 170.
128) **Ehrlich, P.** Über Immunität durch Vererbung und Säugung. Ztsch. f. Hygiene und Infektionskrankheiten. **12** 1892. S. 183.
129) **Emerson, R. A.** Preliminary Account of Variation in Bean Hybrids. 15th. Ann. Rep. Nebraska Agric. Exp. Station. 1902. S. 30. Heredity in Bean Hybrids. 17th. Ann. Rep. of Nebraska Agric. Exp. Station 1904. S. 33.
130) — Factors for mottling in beans. Ann. Rpt. Amer. Breed. Ass. **5** 1909. S. 368—376.
131) **Engelmann, Th. W.** Über die Vererbung künstlich erzeugter Farbenänderungen bei Oscillarien. Nach Versuchen von N. Gaidukov. Verhandl. physiol. Gesellsch. Berlin 1902/03.
132) **Farabee, W. C.** Inheritance of Digital Malformations in Man. Papers of Peabody Mus. of Am. Arch. and Ethn. Harvard Univ. **3** 1905. S. 69.
133) **Federley, H.** Lepidopterologische Temperaturexperimente mit besonderer Berücksichtigung der Flügelschuppen. Festschrift für Palmèn. Helsingfors. 1905.

Digitized by Google

134) **Fick, R.** Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. **16** 1907. S. 1.
135) **Fischer, E.** Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allgemeine Zeitschrift für Entomologie. **6** 1901. S. 49—51, 363—381. — Zur Physiologie der Aberrationen- und Varietätenbildung der Schmetterlinge. Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie **4** 1907. S. 761—792.
136) **Focke, W. O.** Die Pflanzenmischlinge. Berlin. 1881.
137) **Fruwirth, C.** Spaltungen bei Folgen von Bastardierung und von spontaner Variabilität. Arch. Rass. Ges. Biol. **6** 1909. S. 433—469.
138) — Die Entwicklung der Auslesevorgänge bei den landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Progressus rei botanicae. **3** Jena. 1909. S. 259—330.
139) — Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Berlin, (P. Parey). 1910.
140) **Gärtner, C. F. v.** Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart 1849.
141) **Gaidukov, N.** Weitere Untersuchungen über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarien. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **21** 1903. S. 484.
142) **Galloway, A. R.** Canary breeding. Biometrica. **7** 1909. S. 1.
143) **Galton, Francis.** Natural Inheritance, London, Macmillan. 1889.
144) **Gates, Reginald Ruggles.** Hybridization and germ cells of Oenothera mutants. Botan. Gazette. **44** 1907. S. 1.
145) — The behavior of chromosomes in Oenothera lata × O. gigas. The Botan. Gazette. **48** 1909. S. 179—199.
146) — The stature and chromosomes of Oenothera gigas de Vries. Arch. f. Zellforschung. **3** 1909. S. 525—552.
146a) — Studies on the Variability and Heritability of Pigmentation in Oenothera. Ztschr. Abst. und Vererbungslehre. **4** 1910. S. 337.
147) **Giard, A.** Les faux hybrides de Millardet et leur interprétation. Comptes rend. de la société de biolog. **25** 1903.
148) **Godlewski, E. jun.** Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. A. f. Entwm. **20** 1906. S. 579—643.
149) — Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Heft **9** der Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik von Roux. Leipzig, Engelmann, 1909.
150) **Godron, A.** Des hybrides végétaux. Annales des sciences naturelles. 4. ser. T. **19** 1863. S. 125.
151) **Goebel, R.** Einleitung in die experimentelle Morphologie. Leipzig 1908. 8°. 260 S.
152) — Organographie der Pflanzen. Bd. **1** 1898; **2** 1900.
153) **Goodale, H. D.** Sex and its relation to the barring factor in poultry. Science N. S. **29** 1909. S. 1004.
154) **Gossage, A. M.** The inheritance of certain human abnormalities. Quart. Journ. Med. 1908. S. 331.
155) **Guaita, G. von.** Versuche mit Kreuzungen von verschiedenen Rassen der Hausmaus. Ber. Naturf.-Ges. Freiburg. **10, 11** 1898, 1900.
156) **Haake, W.** Die Gesetze der Rassenmischung und die Konstitution des Keimplasmas. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org. **21** 1906.
157) **Haecker, V.** Über die neuen Ergebnisse der Bastardlehre, ihre zellengeschichtliche Bedeutung und ihre Bedeutung für die praktische Tierzucht. Archiv f. Rassen u. Gesellsch. Biologie. **1** 1904. S. 321.
158) — Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb., Suppl. **7** 1904. S. 161.

Digitized by Google

159) **Haecker, V.** Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergeb. u. Fortschritte d. Zool. 1. Jena (Fischer) 1907.
160) — Über Mendelsche Vererbung bei Axolotln. Zool. Anz. **31** 1907. S. 99.
161) — Über Axolotlkreuzungen. 2. Mitt. Verhandlungen der Deutsch. Zool. Gesellsch. 1908. S. 194—205.
162) — Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzellenforschung. Ztschr. f. Abst. u. Vererbungslehre. **3** 1910. S. 181—200.
163) **Hagedoorn, A. L.** Origin of two new retrogressive varieties by one Mutation in Mice. Univ. California Publications in Physiol. **87** 1908.
164) — On the Purely Motherly Character of the Hybrids produced from the Eggs of Strongylocentrotus. A. f. Entwm. **27** 1909. S. 1—21.
165) — Inheritance of yellow coat-colour in rodents. Univ. of Calif. Public. Physiology. 1909.
166) — Mendelian Inheritance of Sex. A. f. Entwm. **28** 1—34 1909.
167) **Hanel, E.** Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von Hydra grisea. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. **43** 1907. S. 311.
168) **Hansen, E. Ch.** Oberhefe und Unterhefe. Studien über Variation und Erblichkeit. Zentralbl. f. Bakt. u. Paras. **15** 1905. S. 353.
169) — Oberhefe und Unterhefe. Studien über Variation und Erblichkeit. Zweite Mitt. Zentralbl. f. Bakt. u. Paras. II. Abt. **18** 1907. S. 577.
170) **Hedlund.** Om artbildning ur bastarder. Botaniska Notiser. 1907. S. 27.
171) **Heider, K.** Vererbung und Chromosomen. Vortrag. Versamml. Deutsch. Naturforscher u. Ärzte. Jena, 1906.
172) **Henking, H.** Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei Pyrrhocorris apterus. Ztschr. wiss. Zoolog. **51** 1891.
173) **Herbst, Curt.** Vererbungsstudien I—IV. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. **21 22 24 27** 1906—1909.
173a) **Heuer, W.** Pfropfbastarde. Gartenflora. **59** 1910. S. 434—438.
174) **Hurst, C. C.** Notes on some experiments in Hybridisation and Cross-Breeding. Journ. R. Hort. Soc. **24** 1900. S. 90.
175) — Mendels „Law" applied to Orchid Hybrids. Ibid. **26** 1901 and **27** 1902.
176) — Mendels Principles applied to Wheat Hybrids. Ibid. **27** 1903. pt. 4.
177) — Experiments in the Heredity of Peas. Journ. Roy. Hortic. Society. **28** 1904. S. 483.
178) — Experiments with Poultry. Rep. Evol. Comm. II. 1905. 2. S. 131.
179) — Experimental Studies on Heredity in Rabbits. Linn. Soc. Journ. Zool. **29** 1905. S. 283.
180) — On the Inheritance of Coat-Colour in Horses. Proc. Roy. Soc. **77** 1906. S. 388.
181) — Mendelian Characters in Plants and Animals. Rep. Conf. on Genetics, R. Hortic. Soc. London 1906. S. 114.
182) — On the Inheritance of Eye-colour in Man. Proc. Roy. Soc. **80** 1908. S. 85.
183) — Mendels Law of Heredity and its application to Man. Leicester Lit. Phil. Soc. Trans. **12** 1908. S. 35.
184) **Jacobson, Edw.** Beobachtungen über den Polymorphismus von Papilio Memmon. Tijdschr. voor Entomolog. **52** 1909. S. 125—157.
185) **Jennings, H. S.** Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. 1. Journ. expt. Zoology 1908. S. 577—632.
186) — Heredity and Variation in the simplest Organisms. American Naturalist. **43** 1909. S. 322—337.

Digitized by Google

187) **Jennings, H. S.** Heredity, variation and evolution in Protozoa II. Heredity and variation of size and form in Paramaecium, with studies of growth, environmental action and selection. Proc. American Philos. Soc. **47** 1908. S. 393—546.
188) — Experimental evidence on the effectiveness of selection. American Naturalist. **44** 1910. S. 136—145.
189) **Johannsen, W.** Über Erblichkeit in Populationon und in reinen Linien. Jena 1903 (Fischer).
190) — Does hybridisation increase fluctuating variability? Hybrid Conference Report. 1906. S. 98.
191) — Über Knospenmutation bei Phaseolus. Zt. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. **1** 1908. S. 1.
192) — Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena 1909 (Fischer).
193) **Jordan, A.** Remarques sur le fait de l'existence en société à l'état sauvage des espèces végétales affines et sur d'autres faits relatifs à la question de l'espèce. Bull. Ass. franç. Avanc. des Sciences. Lyon 1873.
194) **Iwanoff, E. J.** Über künstliche Befruchtung von Säugetieren. Vorl. Mitt. Biol. Zentralbl. **23** 1903. S. 640.
195) **Kammerer, Paul.** Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. 1. u. 2. Mitt.: Die Nachkommen der spätgeborenen Salamandra maculosa und der frühgeborenen Salamandra atra. A. f. Entwm. **25** 1907.
196) — Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. 3. Mitt.: Die Nachkommen der nicht brutpflegenden Alytes obstetricans. A. f. Entwm. **28** 1909. S. 447—545.
197) **Keeble, F., Pellew, C.** and **Jones, W. W.** The Inheritance of peloria and flower colour in foxgloves (Digitalis purpurea). The New Phytolog. **9** 1910. S. 68—77.
198) **Keeble, F.** and **Pellew, Miss C.** White flowered varieties of Primula sinensis. Journal of Genetics. **1** 1910. S. 1.
199) — — The mode of inheritance of stature and time of flowering in Peas (Pisum sativum). Ibidem **1** 1910. S. 47.
200) **Kellog, O. L.** Inheritance in Silkworms I. Leeland Standford junior University Public. Nr. 1. 1908.
201) **Klebahn, H.** Die wirtswechselnden Rostpilze. Berlin. 1904.
202) **Klebs, G.** Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
203) — Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl. **24** 1904. S. 257.
204) — Über Blütenvariationen. Jahrb. f. wiss. Bot. **42** 1905.
205) — Studien über Variation. Archiv für Entwicklungsmechanik. **24** 1907. S. 29.
206) — Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum. Sitz.-Ber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss. 1909.
207) **Koelreuter, J. G.** Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Nebst Fortsetzung 1, 2 u. 3 (1761—1766) in Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften. Leipzig 1893. Nr. 41.
208) **Korschinsky.** Heterogenesis und Evolution. Flora. Ergänzungsbd. 1901. S. 240.
208a) **Kowalenko, A.** Studien über sogenannte Mutationserscheinungen bei Bakterien unter besonderer Berücksichtigung der Einzellenkultur. Ztschr. Hygiene und Infektionskrankheiten. **66** 1910. S. 277.
209) **Kupelwieser, Hans.** Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. A. f. Entwm. **27** 1909. S. 434—462.
210) **Lafar, F.** Handbuch der technischen Mykologie. Jena, Fischer. 1904 ff.
211) **Lang, A.** Über Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L. Festschr. z. 70. Geburtstage E. Haeckels. Jena. 1904.

Digitized by Google

212) **Lang, A.** Über die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation u. Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. Verhandlungen der Schweiz. Naturf. Gesellsch. Luzern. 1906.

213) — Über die Bastarde von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L. (Mit Beitr. von Boßhard, Hesse und Kleiner). Festschrift Universität Jena, (Fischer). 1908.

214) — Über Vererbungsversuche. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1909. S. 17—84.

215) — Über alternative Vererbung bei Hunden. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre. **3** 1910. S. 1—33.

216) — Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre. **4** 1910. S. 1.

217) **Lehmann, E.** Über Zwischenrassen in der Veronica-Gruppe agrestis. Ztschr. i. Abst. u. Vererbungslehre. **2** 1909. S. 145.

218) **Lidforss, Bengt.** Studier öfver Artbildningen inom släktet Rubus I. Arkiv för Botanik. **4** 1905.

219) — Studier öfver Artbildningen inom släktet Rubus II. Arkiv för Botanik 1907.

220) **Linden, M. Gfn. v.** Versuche über den Einfluß äußerer Verhältnisse auf die Gestaltung der Schmetterlinge. Illustrierte Zeitschr. f. Entomologie. **4** 1899. — Die Veränderung der Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge durch abnormale Lebensbedingungen der Puppenperiode. Sitzungsbericht der Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde. Bonn. 1904.

221) **Lock, R. H.** Studies in Plant-Breeding in the Tropics, 1. Ann. R. Bot. Gard. Peradeniya. **2** 1904. S. 301. 2. Ibid. S. 357. 3. Experiments with Maize. Ibid. **3** 1906. S. 95. — The present state of knowledge of Heredity in Pisum. Ibid. **4** 1909. S. 93.

222) — On the inheritance of certain invisible characters in Peas. Proc. Roy. Soc. **79** B. 1907. S. 28.

223) — Recent progress in the study of Variation, Heredity, and Evolution. London, Mursay. 2. Aufl. 1909.

224) — A preliminary survey of species crossing in the genus Nicotiana from the mendelian standpoint. Annals of the Roy. Bot. Gardens, Peradeniya. **4** 1909. S. 195—227.

225) **Loeb, Jacques.** Über die Befruchtung von Seeigeleiern durch Seesternsamen. Pflügers Archiv. **99** 1904. — Weitere Versuche über die heterogene Hybridisation bei Echinodermen. Pflügers Archiv. **104** 1904. — Über die Natur der Bastardlarve zwischen dem Echinodermenei (Strongylocentrotus franciscanus) und Molluskensamen (Chlorostoma funebrale). A. f. Entwm. **26** 1908. S. 476—482.

226) **Lotsy, J. P.** Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage. Teil I. Jena (Fischer). 1906. Teil II. 1908.

227) **Ludwig F.** Die pflanzlichen Varationskurven. Botan. Zentralblatt. **73** 1898.

228) **Lundegård, H.** Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Jahrbücher Wiss. Botan. **48** 1910. S. 285.

229) **Lutz, P. E.** Note on inheritance of variations in color pattern of Crioceris asparagi. Psyche. **15** 1908.

229a) — The inheritance of clasping the hand. Americ. Natural. **42** 1908. S. 195.

230) **Mc Cracken, Isabel.** A Study of the Inheritance of Dichromatism in Lina lapponica. Journ. of Exp. Zool. **2** 1905. S. 117. — Inheritance of Dichromatism in Linaand Gastroidea. Ibid. **3** 1906. S. 321.

231) — Occurrence of a sport in Melasoma (Lina) scripta and its behaviour in heredity. Jour. Exp. Zool. **4** 1907. S. 221.

Digitized by Google

232) **Mc Cracken, Isabel.** Heredity of the race-character univoltinism and bivoltinism in the silk-worm (Bombyx mori). Journ. Exp. Zoology. **7** 1909. S. 747—764.
233) **Mac Dougal, D. T.** Mutation in Plants. Contrib. N. York. Bot. Garden, Nr. 48. 1903. — Heredity and the Origin of Species. Chicago. 1905. — Mutants and Hybrids of the Oenotheras. Publ. Carnegie Inst., Nr. 24. 1905.
234) — Discontinuous variation in Pedigree-Cultures. Pop. Sci. Monthyl. 1906, Sept.
235) **Mac Dougal, D. T., Vail, A. M.** and **Shull, G. H.** Mutations variations and relationships of the Oenotheras. Carnegie Institution of Washington. Publ. Nr. 81. 1907. S. 92.
236) **Macfarlane, J. M.** A comparison of the minute structure of plant hybrids with that of their parents, and its bearing on biological problems. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. **37** 1895. S. 203.
236a) **Main, H.** and **Harrison, A.** Experiments with Amphidasys betularia. Proc. Entomol. Soc. Lond. 1905. VI.
237) **Marryat, D. C. E.** Hybridisation experiments with Mirabilis Jalapa. Repts. Evolut. Committee. V. 1908. S. 32.
237a) **Massini, R.** Über einen in biologischer Beziehung interessanten Kolistamm (Bacterium coli mutabile). Arch. f. Hygiene. **61** 1907. S. 250.
238) **Mathuse, O.** Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dicotyler Pflanzen. Beih. Botan. Zentralbl. 1. Abt. **20** 1906. S. 174
239) **Mayenburg, O. H. v.** Lösungskonzentration und Turgorregulation bei Schimmelpilzen. Jahrb. wissensch. Botan. **36** 1909.
240) **de Meijere, J. C. H.** Über Jacobsons Züchtungsversuche bezüglich des Polymorphismus von Papilio Memnon L. ♀ und über die Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbungslehre. **3** 1910. S. 161—181.
241) **Mendel, Gregor Johann.** Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verh. Naturf. Verein in Brünn. **10** 1865. Abh. S. 1; (abgedruckt in: Flora 1901 und in Ostwalds Klassiker der exakten Wissensch. Nr. 121).
242) — Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene Hieracium-Bastarde. Ibid. 1869. S. 26.
243) **Millardet.** Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. Soc. scienc. phys. et nat. de Bordeaux. 4. Sér. **4** 1894.
244) — Note sur la fausse hybridation chez les Ampélidées. Revue de Viticulture de P. Viala. 1901.
245) **Molisch, H.** Der Einfluß des Bodens auf die Blütenfarbe der Hortensien. Botan. Zeitung. 1897.
246) **Morgan, T. H.** Are the Germ-Cells of Mendelian Hybrids „Pure"? Biol. Cbl. **26** 1906. S. 287.
247) — Production of two kinds of Spermatozoa in Phylloxerans — Functional Female-producing and Rudimentary Spermatozoa. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. V. 1908. S. 56.
248) — Some Experiments in Heredity in Mice. Science. N. S. 27 1908. S. 493
249) — Experimentelle Zoologie. Leipzig u. Berlin (Teubner). 1909.
250) — Recent Experiments on the Inheritance of Coat Colours in Mice. American Naturalist. **43** 1909. S. 494—510.
251) — Breeding Experiments with rats. American Naturalist. **43** 1909. S. 182—185.
252) — A Biological and Cytological Study of Sex Determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. of Exp. Zoology. **7** 1909. S. 239—353.
253) — Sex limited inheritance in Drosophila. Science. N. S. **32** 1910. S. 120.
254) — Chromosomes and Heredity. American Naturalist. **44** 1910. S. 449.

Digitized by Google

255) **Mudge, G. P.** On some features in the Hereditary Transmission of the Self-black and the „Irish" Coat Characters in Rats. Proc. Roy. Soc. B. **80** 1908. S. 97.
256) — On some features in the hereditary transmission of the albino-characters and the black piebald coat in rats. Proc. Roy. Soc. London. **80** 1908. S. 388—399.
257) **Müller, R.** Künstliche Erzeugung neuer vererbbarer Eigenschaften bei Bakterien. Sitzungsber. d. physiol. Vereins Kiel 1909 (8. Febr.) (vgl. Ztschr. Abst. u. Vererbungslehre. **2** 1909. S. 215.)
257a) — Über mutationsartige Vorgänge bei Typhus, Paratyphus und verwandten Bakterien. Centralbl. f. Bakteriologie usw. 1. Abt. **42** 1908. S. 57—58.
258) **Nägeli, C.** Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.
259) **Naudin, Ch.** Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux. Annales des Sciences Nat. Sér 4. T. 8 1881.
260) — De l'hybridité comme cause de variabilité. Annales des Scienc Nat. Botan. Sér. 5. **T. 3** 1865. S. 158.
260a) **Němec, M.** Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin (Borntraeger) 1910.
261) **Nettleship, E.** On some hereditary diseases of the eye. Trans. Ophthalmol. Soc. London. **29** 1909.
262) **Nilsson, H.** Oenothera gigas framgången som mutation i Sverige. Botan. Notiser. 1909. S. 97—99.
262a) — Jaktagelser öfver deszendenterna af en spontan artbastard (Lappa officinalis L. × tomentosa L.) Botaniska Notiser 1910. S. 265—302.
263) **Nilsson-Ehle, H.** Om lifstyper och individuell variation. Botan. Notiser. 1907.
263a) — Om hafresorters konstans. Sveriges Utsädesfor. Tidskr. 1905. S. 227.
264) — Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. Botaniska Notiser. 1908. S. 257—294.
265) — Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lund. 1909. 4°. S. 122.
266) **Noorduyn, C. L. W.** Die Erblichkeit der Farben bei Kanarienvögeln. Arch. Rassen u. Gesell. Biol. **5** 1908. S. 161.
267) **Nordhausen, M.** Über Sonnen- und Schattenblätter. Ber. Deutsch. Botan. Ges. **21** 1903. S. 30.
268) **Ostenfeld, C. H.** Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung Hieracium. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **22** 1904. S. 376.
269) — Castration and Hybridisation Experiments with some species of Hieracia. Bot. Tidsk. **27**. Kjobenhavn. 1906. S. 225.
270) — Further studies on the apogamy and hybridization of the Hieracia. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbungslehre. **3** 1910. S. 241– 285.
271) **Pearl, Raymond** and **Surface Frank, M.** Is there a cumulative Effect of Selection? Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. **2** 1909. S. 257—275.
272) — On the inheritance of the barred color pattern in poultry. Arch. Entwicklungsmech. **30** 1910. S. 45.
273) **Pictet, A.** Des variations des Papillons provenant des changements d'alimentation de leurs chenilles et de l'humidité. 6. Congr. Internat. Zoologie Bern 1904. S. 498.
274) **Plate, L.** Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. III. Auflage. Leipzig, (Engelmann). 1908.
275) — Die Erbformeln der Farbenrassen von Mus musculus. Zool. Anzeiger. **35** 1910. S. 634—640.
276) **Poll, H.** Der Geschlechtsapparat der Mischlinge von Cairina moschata L. ♂ und Anas boschas var. dom L. ♀. Sitzungsberichte der Gesellsch. Naturf. Freunde. Berlin. 1906.

Digitized by Google

277) **Poll, H.** (und Walter Tiefensee). Mischlingsstudien 2. Die Histologie der Keimdrüsen bei Mischlingen. Ibid. 1907. S. 157.
278) — Mischlingsstudien 3. System und Kreuzung. Ibid. 1908. S. 127.
279) — Mischlingsstudien 4: Keimzellenbildung bei Mischlingen. Verh. Anat. Gesellsch. 24. Versamml. Brüssel. **24** 1910. (Ergänz.-Heft z. Bd. 37 des Anatomischen Anzeigers).
280) **Porsch, O.** Die Deszendenztheoretische Bedeutung sprunghafter Blütenvariationen und korrelativer Abänderung für die Orchideenflora Südbrasiliens. Ein Beitrag zum Problem der Artentstehung. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre. 1 1908. S. 70—121, 195—238, 352—276.
281) **Price, H. L. and Drinkard, A. W.** Interitance in Tomato Hybrids. Virginia Agric. Expt. Stat. Bull. 177 1908.
281a) **Pringsheim, H.** Die Variabilität niederer Organismen. Eine Deszendenztheoretische Studie. Berlin 1910.
282) **Przibram, H.** Vererbungsversuch über asymmetrische Augenfärbung bei Angorakatzen. Arch. f. Entwm. **25** 1907. S. 360.
283) — Paarungsversuche an Gottesanbeterinnen. Verh. Morph. phys. Ges. Physiol. Centralbl. **21** 1907.
284) — Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen (Mantidae). **3.** Temperatur- und Vererbungsversuche. Arch. f. Entwm. **28**. S. 561—628. **19—21** 1909.
285) — Versuche an Hitzeratten. Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte. Versammlung. Salzburg. 1909.
286) — Experimental-Zoologie Nr. 3. Phylogenese inklusive Heredität. Leipzig u. Wien, (Deuticke). 1910.
287) **Pulst, C.** Die Widerstandsfähigkeit einiger Schimmelpilze gegen Metallgifte. Pringsh. Jahrb. wissensch. Botan. **37** 1902. S. 205.
288) **Punnett, R. C.** Mendelism. Cambridge. 1900.
289) — Mendelismus (Deutsche Ausgabe) von W. v. Proskowetz und H. Iltis. Brünn 1910.
290) — Mendelism in relation to disease. Proc. Roy. Soc. Med. 1908
291) — Sex Determination in Hydatina with some remarks on Parthenogenesis. Proc. Roy. Soc. B. **78** 1906. S. 223.
292) **Punnett, R. C.** und **Bateson W.** The Heredity of Sex. Science. N. S. **27** 1908.
293) **Rabl, C.** Über organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung. Leipzig, Veit u. Cie. 1906.
294) **Raunkiaer.** Kimdannelse uden Befrugtning hos Maelkebøtte (Taraxacum). Bot. Tidskr. **25** 1903. S. 109.
294a) — Om talforholdene mellem könnene hos tvebo planter og om talforholdet mellem hunlige op tvekönnede individer i afkommet af hunplanter og tvekönnede planter hos gynodioecister. Botanisk Tidskrift. **26** 1905. S. LXXXVI.
295) **Redcliffe, N. S.** The inheritance of colour and other characters in the Potato. Journal of Genetics. **1** 1910. S. 7.
296) **Rosen, F.** Über Bastarde zwischen elementaren Species der Erophila verna. (Vorläufige Mitteilung). Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. **28** 1910. S. 243—250.
297) **Rosenberg, O.** Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **21** 1903. S. 10.
298) — Über die Tetradenteilung eines Drosera-Bastardes. Ibid. **22** 1904. S. 47.
299) — Über die Reduktionsteilung in Drosera. Meddel. f. Stockholms Högsk. Bot. Inst. 1904.

Digitized by Google

300) **Rosenberg, O.** Über die Embryobildung in der Gattung Hieracium. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **24** 1906.
301) — Erblichkeitsgesetze und Chromosomen. Bot. Studien. Kjellmanfestschrift. Uppsala. 1906. S. 237.
302) — Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium. Bot. Tidskrift. **28** 1907.
303) — Über die Chromosomenzahlen bei Taraxacum und Rosa. Svensk Botan. Tidskr. **3** 1909. S. 150—162.
304) — Cytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia × rotundifolia. Kungl. Svenska Vet. Ak. Handl. **43** 1909. Nr. II. S. 65.
305) **Saunders, E. R.** Studies in the inheritance of doubleness in flowers. I. Petunia. Journ. of Genetics. **1** 1910. S. 57.
306) **Schübeler, F. C.** Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania 1873.
307) — Die Kulturpflanzen Norwegens. Christiania 1862.
308) **Semon, R.** Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. 2. verb. Aufl. 1908. S. 15 u. 391.
309) — Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen? Biol. Centralbl. **28** 1908. S. 225—243.
310) — Die mnemischen Empfindungen in ihren Beziehungen zu den Originalempfindungen. Erste Fortsetzung der Mneme. Leipzig. 1909. 392 S.
311) — Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Fortschr. der Naturw. Forschung. **2** 1910. S. 1—82.
312) **Shull, G. H.** Elementary species and hybrids in Bursa. Science. **25** 1907. S. 590.
313) — The Significance of Latent Characters. Science, N. S. 25 1907. S. 792.
314) — Some Latent Characters of a White Bean. Ibid. S. 828.
315) — The Composition of a Field of Maize. Proc. American Breeder's Ass. Vol. 4.
316) — The Pedigere Culture. The Plant World. **2** 1908. S. 21.
317) — The Importance of the Mutation Theory in practical Breeding. Proc. American Breeder's Ass. **3** 1907. S. 60.
318) — A pure-line method in corn breeding. Rpt. Am. Breed. Ass. **9** 1909. S. 51—59.
319) — Some new cases of Mendelian inheritance. Bot. Gaz. **45** 1908. S. 103.
320) — A new Mendelian ratio and several types of latency. American Naturalist. **42** 1908. S. 433.
321) — The presence and absence hypothesis. The American Naturalist. **43** 1909. S. 410—419.
322) — Bursa bursa pastoris and Bursa heegeri: Biotypes and hybrids. 8°. S. 578. Washington. 1909.
323) — Results of crossing Bursa bursa-pastoris and Bursa Heegeri. Proc. 7. Intern. Zoolog. Congress. Boston. 1907. Cambridge Mass. 1910. S. 6.
324) — A simple chemical device to illustrate mendelian inheritance. The Plant World. **12** 1910. S. 145—153.
325) — Color inheritance in Lychnis dioica L. The American Naturalist. **44** 1910. S. 83—91.
226) — The inheritance of sex in Lychnis. The Botanic. Gazette. **49** 1910. S. 111—125.
327) **Sollas, I. B. J.** Inheritance of colour and of supernumerary mammae in Guinea-pigs, with a note on the occurrence of a dwarf form. Rep. Evolution Comm. Roy. Soc. V. 1909. S. 51—79.
328) **Solms-Laubach, H. Graf zu.** Über unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Botanische Zeitung. **65** 1907. S. 45.
329) — Cruciferenstudien I. Capsella Heegeri Solms, eine neu entstandene Form der deutschen Flora. Botanische Zeitung. **58** 1900. S. 167.

Digitized by Google

330) **Spillmann, W. G.** Inheritance of Coat-Colour in Swine. Science. N. S. **24** 1906. S. 614.
331) — Origin of Varieties in Domesticated Species. Ibid. N. S. **28** 1908. S. 252.
332) — A Mendelian character in Cattle. Science. 1906. N. S. 23. S. 549.
333) — An interpretation of elementary species. Science. N. S. 27 1908. S. 896.
334) — Inheritance of the belt in Hampshire swine. Science N. S. **25** 1907. S. 541.
335) — Mendelian phenomena and discontinuous variations. Ann. Rept. Amer. Breeder's Ass. **4** 1908. S. 359.
336) — Color factors in mammals. Ann. Rept. Americ. Breeders Assn. **4** 1908. S. 357—359.
337) — Barring in Barred Plymouth Rocks Poultry. **5** 1909.
338) — The nature of unit characters. The Amer. Nat. **43** 1909. S. 243—248.
339) — The Mendelian view of Melanin formation. The American Naturalist. **44** 1910. S. 116—123.
340) **Standfuss, M.** Über die Hybridation bei den Insekten. Mitteilungen Schweizer entomologische Gesellschaft. 8 1893. S. 386.
341) — Über die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadiums bei den Schmetterlingen. Insektenbörse. **11** 1894.
342) — Weitere Mitteilungen über den Einfluß extremer Temperaturen auf Schmetterlingspuppen. Entomologische Zeitschrift. 1895.
343) — Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge für Forscher und Sammler. 2. Aufl. S. 392. Jena, Fischer. 1896.
344) — Experimentelle zoologische Studien. Neue Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesamte Naturwissenschaft. **36** 1898. S. 1—40.
345) — Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund 28 jähr. Experimente. Insektenbörse. **19** 1902. S. 163.
346) — Die Resultate 30 jähr. Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verhandl. d. schweiz. naturforsch. Gesellsch. Luzern. **88** 1906.
347) — Einige Ergebnisse aus Zuchtexperimenten mit Lepidopteren-Mutationen (Aglia Tau). Etud. de Lepidopt. comp. de Charles Oberthur. 3. Liv. Rennes. 1909.
348) **Staples-Browne, R.** On the Inheritance of Colour in Domestic Pigeons, with special reference to reversion. Proc. Zool. Soc. London. 1908. S. 67.
349) **Stevens, N. M.** Color inheritance and sex inheritance in certain Aphids. Science N. S. **26** 1907. S. 216.
350) **Strasburger, E.** Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reiche. Versuch einer gemeinverständlichen Darstellung. Jena. 1905.
351) — Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. f. wiss. Bot. **44** 1907. S. 482.
352) — Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Botan. **45** 1908. S. 479—570.
353) — The minute structure of cells in relation to heredity. Darwin and modern science. Cambridge. 1909. S. 102—111.
354) — Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. Deutsch. Botan. Ges. **27** 1909. S. 511—528.
355) — Chromosomenzahl. Flora. **100** 1910. S. 398—446.
356) — Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. **48** 1910. S. 427.
357) **Summer, Francis, B.** Some effects of external conditions upon the white mouse. Journ. of exp. Zool. 7 1909. S 97—155.

Digitized by Google

358) **Summer, Francis B.** The reappearance in the offspring of artificially produced parental modifications. Amer. Nat. **44** 1910. S. 5—18.
359) An experimental study of somatic modifications and their reappearance in the offspring. Arch. Entwicklungsmech. **30** II 1910. S. 317.
360) **Sutton, A. W.** Brassica Crosses. Jour. Linn. Soc. Botany. 38 1908. S. 337.
361) **Tammes, T.** Ein Beitrag zur Kenntnis von Trifolium pratense quinquefolium de Vries. Bot. Zeitg. **62** 1904. S. 211.
362) **Tennent, D. H.** The Dominance of Maternal or of Paternal Characters in Echinoderm Hybrids. Arch. f. Entw. **24** 1910. S. 1—13.
363) **Thomson, J. Arthur.** Heredity. London, John Murray. 1908.
364) **Tischler, G.** Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryonia-Bastarde. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **24**. S. 83.
365) — Über die Entwicklung der Pollen und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **42** 1906. S. 545.
366) — Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **25** 1907. S. 376.
367) — Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. Zellforschung. **1** 1908. S. 35.
368) **Tower, W. L.** An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Institution of Washington. Publ. No. 48. 1906. 320 Seiten.
369) **Toyama, K.** Studies on the Hybridology of Insects: 1. On some silkworm crosses with special reference to Mendels law of heredity. Bulletin of the college of agriculture, Tokyo University. **7** 1906. S. 259—393.
370) — Mendels Law of Heredity as applied to the Silkworm Crosses. Biol. Zentralbl. **26** 1906. S. 321—334.
371) — On some Silk-worm crosses with special reference to Mendels Law of Heredity. Bull. Coll. Agric. Tokyo Imp. Univ. 1906.
372) — A Sport of the Silkworm and its Hereditary Behaviour. Zeitschr. f. indukt. Abstam.- u. Vererbungslehre. **1** 1909. S. 179.
373) **Tschermak, A. v.** Über den Einfluß der Bastardierung auf Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern. Bot. Zentralbl. **30** 1910. S. 641.
374) **Tschermak, E. v.** Über künstliche Kreuzung bei Pisum sativum. Zts. f. d. landw. Versuchsw. in Österr. **3** 1900.
375) — Über Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. Ibid. **4** 1901.
376) — Weitere Beiträge über Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **19** 1901.
377) — Über die gesetzmäßige Gestaltungsweise der Mischlinge. (Fortgesetzte Studien an Erbsen und Bohnen.) Zts. f. d. landw. Versuchsw. in Österr. 1902.
378) — Der gegenwärtige Stand der Mendelschen Lehre. Ibid. 1902.
379) — Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. Beihefte z. Bot. Zentralbl. **16** 1903. Heft 1.
380) — Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Zts. f. d. landw. Versuchsw. in Österr. 1904.
381) — Die Mendelsche Lehre und die Galtonsche Theorie vom Ahnenerbe. Arch. Rass. u. Gesellsch. Biol. **2** 1905. S. 663.
382) — Der moderne Stand des Vererbungsproblems. Arch. Rass. u. Gesellsch. Biol. **5** 1908. S. 305.
383) — Über Bildung neuer Formen durch Kreuzung. Résultats sci. du Congrès intern. Bot. 1906. S. 323.
384) — Über Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. 2. Kreuzungsstudien am Roggen. Ibid. 1906.

Digitized by Google

385) **Tschermak, E. v.** Die Lehre von den formbildenden Faktoren und ihre Bedeutung für die rationelle Pflanzenzüchtung. Jahrbuch f. Pfl.- u. Tierzüchtung. 1903.
386) — Die Kreuzungszüchtung des Getreides und die Frage nach den Ursachen der Mutation. Monatshefte f. Landw. 1908.
387) **de Vries, H.** Sur la loi de disjonction des hybrides. C. R. Ac. Sc. Paris. **130** 1900.
388) — Das Spaltungsges. d. Bastarde. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **18** 1900. S. 83.
389) — Über erbungleiche Kreuzungen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **18** 1900. S. 435.
390) — Sur la fécondation hybride de l'endosperme chez le maïs. Rev. Gén. de Bot. **12** 1900. S. 129.
391) — Sur les unités des caractères spécifiques et leur application à l'étude des hybrides. Rev. Gén. de Bot. **12** 1900. S. 257.
392) — Die Mutation und die Mutationsperioden bei der Entstehung der Arten. Vortrag. Hamburg 1901.
393) — Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardierungsgesetze. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **21** 1903. S. 45.
394) — Befruchtung und Bastardierung. Vortrag in d. 151. J.-Vers. d. Holl. Gesellsch. d. Wissensch. Leipzig 1903. Veit u. Co.
395) — Die Mutationstheorie. 2. Bände. Leipzig 1901—03. Veit u. Co.
396) — Species and Varieties, their Origin by Mutation. Chicago open Court Publishing Co. 1905.
397) **de Vries—Klebahn.** Arten und Varietäten. Berlin (Borntraeger) 1907.
398) **de Vries, H.** On Twin Hybrids. Bot. Gaz. **44** 1907. S. 401.
399) — Die Svalöfer Methode zur Veredelung landwirtschaftlicher Kulturgewächse und ihre Bedeutung für die Selektionstheorie. Arch. Rass. u. Gesellsch. Biol. **3** 1906. S. 325.
400) — Über die Zwillingsbastarde von Oenothera nanella. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **26a** 1908. S. 667.
401) — Bastarde von Oenothera gigas. Ibid. S. 754.
402) — On Triple Hybrids. Bot. Gaz. **47** 1909. S. 1.
403) **Webber, H. J.** Xenia or the immediate effect of pollen in Maize. U. S. Department of Agriculture. Bull. 22. 1900.
404) **Weismann, August.** Neue Versuche zum Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Zoologische Jahrbücher, Abteil. für Syst. 8 1895.
405) — Semons „Mneme" und die Vererbung erworbener Eigenschaften. Archiv f. Rassen u. Gesellschaftsbiologie. **3** 1906. S. 1.
406) — Die Selektionstheorie. Jena (Fischer) 1909.
407) **Wettstein, R. v.** Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus im Pflanzenreich. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math. Nat. Classe. **70** 1900.
408) — Über sprungweise Zunahme der Fertilität bei Bastarden. Wiesner-Festschrift. Wien 1908. S. 368.
409) — Über zwei bemerkenswerte Mutationen bei europäischen Alpenpflanzen. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbungslehre. **1** 1908. S. 189—194.
410) **Wheldale, M.** Inheritance of Flower Colour in Antirrhinum majus. Proc. Roy. Soc. **79** 1907. S. 288.
411) — The Colours and Pigments of Flowers with Special Reference to Genetics. Proc. Roy Soc. B. **81** 1909. S. 44.
412) — Further Observations upon the inheritance of flower-colour in Antirrhinum majus. Rep. Evolution Comm. Roy. Soc. V 1909. S. 1—26.
413) — Note on the physiological interpretation of the Mendelian factors for colour in plants. Rep. Evolution Comm. Roy. Soc. V 1909. S. 26—31.

Digitized by Google

414) **Wheldale, M.** Die Vererbung der Blütenfarbe bei Antirrhinum majus. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbungslehre. **3** 1910. S. 311—333.
415) **Wille, A.** Über die Schübelerschen Anschauungen in betreff der Veränderungen der Pflanzen in nördlichen Breiten. Biol. Zentralbl. **25** 1905. S. 561.
416) **Wilson, E. B.** Recent researches on the determination and heredity of sex. Science. N. S. **29** 1909. S. 53—70.
416a) **Wilson, J.** The inheritance of coat colour in horses. Scientif. Proc. Dublin Soc. **12** 1910, S. 331.
417) **Winkler, H.** Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimaeren. Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch. **25** 1907. S. 568.
418) — Solanum tubingense, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. **26a** 1908. S. 595—608.
419) — Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Zeitschr. f. Botanik. **1** 1909. S. 315—345.
420) — Über die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Zeitschr. f. Botanik. **2** 1910. S. 1—38.
421) — Über das Wesen der Pfropfbastarde (Vorl. Mitteilung). Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **28** 1910. S. 116—118.
422) **Wolf, Franz.** Über Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen bei Bacillus prodigiosus und anderen Schizophyten. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. **2** 1909. S. 90—132.
423) **Woltereck, R.** Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1998. S. 234—239.
424) — Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Unterschiede der Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1909. S. 110—172.
425) **Wood, T. B.** Note the inheritance of horns and face colour in sheep. Journ. Agric. Science A. **3** 1906. S. 364.
426) **Ziegler, E. H.** Die Vererbungslehre in der Biologie. Jena 1905.

Titel einiger oft zitierter Zeitschriften und Sammelwerke

Am. Breed. Mag.	American Breeders Magazine.
Am. Natural.	The American Naturalist.
Arch. Entw.	Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen.
Arch. Rass. Biol.	Archiv für Rassen und Gesellschaftsbiologie.
Biol. Zbl.	Biologisches Zentralblatt.
Hybr. Conf. Rept.	Report of the 3. Internat. Conference on Genetics. London 1906. Print. f. the Roy. Hortic. Society.
Journ. Genet.	Journal of Genetics.
Rpt. Evol. Comm.	Reports to the Evolution Committee of the Roy. Society. London. Harrison and Sons. 1901—1907.
Zschr. Abst. Vererbgsl.	Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre.

Digitized by Google

Register

Aberrationen 8
Abraxas, Faktorenabstoßung in der Geschlechtsvererbung 144
Abstoßung zweier Erbeinheiten (spurious allelomorphism) 126
Abutilon,
Buntblätterigkeit 243
Speziesbastarde mit gestörter Entwicklung 222
ACKERMANN 219, 225
Agouti-Zeichnung, Vererbung der 86
Allelomorph = engl. von Bateson vorgeschlagenen Terminus, identisch mit Erbeinheit, Gen.
Allelomorphism, spurious, siehe Abstoßung
Alternative Vererbung = mendelnde Vererbung
Alytes, Modifizierbarkeit des Brutpflegeinstinktes 37
Andalusierhühner 51
Anpassungen 262
Anpassungsfähigkeit 261
Antirrhinum,
albomaculata-Rassen 162
Artbastarde 208
Äußerung der gleichen Erbeinheit in Blütenform und Fruchtform 102
Äußerung der gleichen Erbeinheit in den Laub- und Blumenblättern 101
Blattfarbe 100
Kleine morphologische Unterschiede bei sehr verschiedener Erbformel und umgekehrt 115
Koppelung zwischen G und F 124
Mutationen 200
Nur in Bastardform lebensfähige Sippe 118
Spezieskreuzung zwischen schwer kreuzbaren Arten 221
Ungleiche Fruchtbarkeit in den beiden Geschlechtern eines Speziesbastardes 223
Vererbung der Blütenfarbe 46ff., 75ff.
Vererbung der Blütenform 54, 73
Vererbung der Streifung 205
Wuchsform 61
Apogamie bei *Hieracium* 217
Aquilegia, nicht mendelnde Merkmale 212
Artbastarde, siehe Speziesbastarde
Asterias, rein mütterliche Bastarde bei Gattungskreuzungen 227
Atavismus nach Bastardierung 74
Augenfarbe der Maus 85, 101
Augenfarbe des Menschen 91
„Aurea"-Rasse von *Antirrhinum* 118
Außenmerkmale, Beziehung zu den Erbeinheiten 69
Avena.
Äußerung einer Erbeinheit in verschiedenen Organen 103
Rispenform 112
Spelzenfarbe 66, 111
BABÁK 8
Bacillus,
Auslösung von Mutationen 204
Modifizierbarkeit 40
Bacterium (Knöllchenbakterien der Leguminosen), Gewöhnung an neue Wirte 42
BALLS 93
BARFURTH 94
Bastardatavismus 74
BATESON 51, 70, 75, 88, 93, 99, 120, 121, 126, 139, 144, 146, 152, 200

Digitized by Google

Beeinflussung,
Gegenseitige, zweier Pfropflinge 241
Befruchtung, „doppelte", als Erklärung der Xenien 244
Beijerinck 230
Beseler 250, 257
Bestäubungsreiz, Auslösung von Parthenogenesis durch den
Beta, Propfversuche 242
Bewirkung, direkte 261
Biffen 93
Bitter 94, 137
Blakeslee 135
Blaringhem 93, 204
Blüten, gefüllte, Vererbungsweise 130
Bluterkrankheit, Vererbung der 154
Bonnier 3, 4
Boveri 175, 180
Brachydactylie, Vererbung der 91
Brainerd 94
Brombeeren, siehe *Rubus*
Bryonia, Geschlechtsvererbung 140
Buder 240
Buntblätterigkeit,
Mendelnde 205
Nichtmendelnde 160 ff.
Übertragung beim Pfropfen 243
Caltha, „Halbe Kurven", bei 18
Castle 94, 119, 169, 174
Chimaeren,
Bei *Solanum* 232
Periklinale, bei *Pelargonium* 234
Sektoriale, bei *Pelargonium* 165
Chlorose, infektiöse 243
Chromatophorenmerkmale, Theorie für die Vererbung der 167
Chromosomenzahlen 176
Chromosomenzahl,
Beziehung zu der Zahl der selbständig mendelnden Erbeinheiten 180
Verdoppelung bei Oenothera gigas 195
Chrysolophus, Speziesbastarde 224
Coleochaete 135
Colias, Polymorphismus der Weibchen 159
Correns 2, 46, 52, 70, 93, 94, 99, 104, 116, 136, 140, 152, 160, 205, 212, 244
Coupling, gametic 120 ff.
Coutagne 94
Crampe 94
Crataegus, Pfropfbastarde 231
Cucumis, Xenien? 244
Cuénot 70, 86, 87, 94, 119
Cytisus, Pfropfbastard von
Dalton 2
Daniel 242
Darbishire 94
Darwin 258, 263
Davenport 90, 94
Detto 42
Dextrinmais 116
Dianthus,
Nichtmendelnde Unterschiede zwischen verschiedenen Spezies 212
Speziesbastarde 215
Ältere Angaben über Speziesbastarde 218
Dictyota 135
Digitalis, sterile Speziesbastarde 224 (Tafel VII)
Diplode Generation 176
Diplont 135
Dipsacus,
Zwangsdrehung 22
Selektionsversuche mit umschlagenden Sippen von 43
Dominanz 52
Ungleiche in den beiden Geschlechtern 154
Doncaster 94, 144, 152
Dorfmeister 8
Draba, Elementararten 31, 116
Drinkard 94
Drinkwater 91, 94
Durham 85, 87, 94, 144
East 171
Echinus,
Befruchtungsversuche von Boveri 175
Pseudogamie 227
Edler 242
Ehrlich 39
Eierfrucht, Pfropfbastarde 240
Eigenschaft, Definition 2 ff.
Eigenschaften, Vererbung erworbener 34
Eischale, Einfluß eines Bastardembryos auf die Farbe der 245
Elementararten 31
Emerson 94
Engelmann 40
Enten, Gattungsbastarde 221
Entwicklungsmechanik 7
Epistasie 67

Digitized by Google

Erbeinheiten 69
Äußerung einer E. in verschiedenen Organen 101
Äußerung verschiedener Erbeinheiten in gleicher Weise 107
Beziehung zwischen der Zahl der verschiedenen E. und der Größe der morphologischen Unterschiede 115
Beziehung der Zahl der selbständig mendelnden E. zu der Chromosomenzahl 180
Konstatierung der gleichen E. in verschiedenen Spezies 212
Keine definitive Einheiten, sondern nur temporäre 83
Möglichkeit, eine E. positiv oder negativ zu formulieren 100
Erworbene Eigenschaften, Vererbung 34
Bedeutung für Züchtung 246
Bedeutung für Artbildung 258
F_1, F_2 usw. 47
F_2-Generation, Verhalten einer sich selbst überlassenen
F_3-Generation, Analyse der 65
Fagus, Sonnen- und Schattenblätter 26
Fahnenhafer 113
Faktor 69
Faktorenabstoßung 126 ff.
Faktorenkette 77
Falsche Bastarde, (rein mütterliche Nachkommen trotz Befruchtung durch einen andersartigen Vater) bei *Rubus* und *Fragaria* 225
Farabee 91, 94
Farbenblindheit, Vererbung der 154
Fasan, siehe *Phasianus*
Federley 8
Felis, ungleiche Dominanz einer Erbeinheit in den beiden Geschlechtern 154
Fertilitätsstörungen bei Bastarden 155, 220
Fick 180
Filialgeneration 48
Fingerhut, siehe *Digitalis*
Fischer 8
Focke 219, 225, 226, 243
Fragaria, Pseudogamie 226
Fruchtbarkeit, Störung der, bei Bastarden 220
Fruwirth 94, 246, 256
Füllung der Blüten, Vererbung der 130
Funktionslamarckismus 259
Gaidukow 40
Gärtner 216, 219
Galloway 94
Gallus,
Abstoßung zwischen einem Färbungsfaktor und einem geschlechtsbestimmenden Faktor 250
Bastardatavismus 72
Gattungsbastard 222
Kammform 88
Natur der „blauen Andalusier" 51
Galton 15
Gamet wird in der Vererbungslehre vielfach gebraucht für das Wort Sexualzelle
Gametophyt 135
Gates 94, 195
Gen 69, 99
Generationswechsel 135
Gennaeus, Speziesbastarde 223
Geschlecht und Dominanzverhältnisse 154
Geschlechtsbestimmung 153
Geschlechtstrennung 135
Geschlechtsvererbung 134 ff.
Geschlechtsvererbung und Chromosomen 180
Gnaphalium, Modifizierbarkeit 4
Godlewski 227
Goldfasan = *Chrysolophus*
Goneoklin = dem einen Elter sehr ähnlich oder gleich
Goodale 94
Gossage 94
Gottesanbeterin, siehe *Mantis*
Gregory 94, 139
v. Guaita 87, 94
Gurke, siehe *Cucumis*
Haacke 87, 94
Haarfarbe der Mäuse 85
Haecker 94, 180
Haemophilie, Vererbung der 154
Hafer, siehe *Avena*
Hagedoorn 85, 87, 94, 144, 227
Haplode Generation 176
Haplont 135
Hedlund 219
Hemerallopie, Vererbung der 154
Henking 180
Herbst 227
Heterogenesis 187
Heterostylie, Vererbung der 138
Heterozygote 47

Digitized by Google

Heuer 240
Hieracium,
Nicht spaltende Speziesbastarde 217
Zweierlei Eizellen 217
Homo,
Kreuzung zwischen Menschenrassen 92
Ungleiche Dominanz in den beiden Geschlechtern 154
Vererbungsanalyse 90
Vererbung von Modifikationen 38
Homozygote 47
Huhn, siehe *Gallus*
Hurst 90, 93, 94, 226
Hypostasie 67
Jacobson 94
Jennings 32, 34
Immunität, Vererbung der erworbenen 39
Individualauslese 248
Institute für Vererbungs- und Züchtungslehre, Notwendigkeit von 257
Intermediäre Bastarde bei Spezieskreuzungen 209
Inzucht 92
Johannsen 2, 12, 13, 14, 27, 45, 64, 94, 99, 182, 267
Jordan 31
Iwanoff 220
Kammerer 37, 260
Kammform der Hühner 88
Kaninchen siehe *Lepus*
Keeble 93
Klebahn 43
Klebs 2, 4, 16
Knospenmutationen = Sproßmutation 199
Koloradokäfer, siehe *Leptinotarsa*
Kombination als eine Kategorie der Variation 186
Konstanz von Bastarden 215
Koppelung 120 ff.
Zahlenverhältnisse in F_2 123
Korschinsky 187
Kryptomerie 72
Laburnum, Pfropfbastard 228
Lamarck 259
Lang 94, 171
Lappa, Speziesbastarde 212
Latenz, in der Vererbungslehre schon etwas veralteter Ausdruck. Man versteht darunter im allgemeinen die Erscheinung, daß eine Eigenschaft sich aus irgend einem Grunde nicht äußert. Solcher Gründe gibt es sehr verschiedene. Vgl. Shull (320).
Lathyrus, Abstoßung (spurious allelomorphism) 126
„Koppelung" zweier Erbeinheiten 120
Mutationen 200
Lehmann 23
Leptinotarsa,
Mutationsauslösung 203
Selektion von Modifikationen 33
Lepus, Vererbung der Ohrlänge 170
Levkoyen, siehe *Matthiola*
Lidforss 94, 196, 225
Linaria, Spezieskreuzungen von Naudin 214
Linie, reine 29
Linien, reine, Kreuzung von 183
v. Lochow 257
Lock 94
Löwenmaul, siehe *Antirrhinum*
Ludwig 186
Lutz 94
Lychnis, Geschlechtsvererbung 143
Lygaeus, Geschlechtschromosomen 181
Mc Cracken 94
Mac Dougal 94, 192, 204
Mais, siehe *Zea*
Malva, Speziesbastarde 219
Mantis, Auslösung von Pseudogamie durch Spermatophoren von 226
Matthiola,
Haarigkeit und Blütenfarbe 104
Vererbung der Blütenfüllung 130
Matroklin = der Mutter sehr ähnlich oder gleich
Maus siehe *Mus*
Mayenburg, v. 41
Mehrgipfeligkeit von Modifikationskurven 20
Meijere, de 94, 155
Mendel 1, 46, 53, 93, 94
Mensch, siehe *Homo*
Melandrium,
Geschlechtsvererbung 143
Mutation 189, 197, 200
Mercurialis, Geschlechtsvererbung 137
Merkmal, Definition 2 ff.
Merkmalspaltung, siehe Spaltung
Merkmalsübertragung, vegetative (beim Pfropfen) 241
Mespilus, Pfropfbastarde 231

Digitized by Google

Millardet 93
Mirabilis,
„Bastardatavismus" 70
Speziesbastarde 212
Vererbung der Streifung 205
Vererbung des albomaculata-Merkmales 161
Vererbung des variegata-Merkmales 205
Modifikation,
Definierung 5ff.
Nachwirkung der 35
Nötige Zeit zur Vollendung der 260
Modifikationskurven
„Halbe" 17
Mehrgipfelige 20
Willkürliche Veränderung der 15
Monolepsis 226
Morgan 94, 133, 180
Mudge 94
Mulatten, Vererbungsweise 93
Mus,
Äußerung der gleichen Erbeinheit in Augen- und Haarfarbe 101
Haarfarbe 85
Künstliche Spezieskreuzung 220
Modifizierbarkeit 8
Nur heterozygotisch lebensfähige Sippe 119
Vererbung der Modifikationen 35
Mutationen 187
Konstanz der M. von *Oenothera* 194
Cytologie der 195
Kategorien der 198
Als Auslesematerial für natürliche Zuchtwahl 265
Mutationskreuzungen 194
Nachkommenschaft, Beurteilung eines Individuums nur nach seiner Nachkommenschaft in der Züchtungspraxis 248
Nachtblindheit, Vererbung der 154
Nachtschatten, Pfropfbastarde 232
Naegeli 261
Naudin 214
Nettleship 91, 94, 155
Nicotiana, sterile Speziesbastarde 224 (Tafel VII)
Nilsson 213
Nilsson-Ehle 34, 66, 93, 103, 107, 111, 171, 174, 185, 197, 250, 256
Noorduyn 94
Nordhausen 26
Oeneria, Modifizierbarkeit 8
Oenothera,
Chromosomenzahl 195
Mutationen 192
Speziesbastarde 219
Orchideen,
Gattungsbastarde 221
Rein mütterliche Bastarde bei den 226
Oscillaria 40
Ostenfeld 93, 217
Ovis, Vererbung der Behörnung 154
P_1, P_2 usw. 47
Papaver, kritische Periode 24
Papilio, Polymorphismus der Weibchen 155
Paramaecium, Selektion von Modifikationen 32
Parentalgeneration 47
Patroklin = dem Vater sehr ähnlich oder gleich
Pearl 34, 94, 144
Pelargonium,
Mosaiksämlinge 164
Periklinalchimären 234
Sectorialchimären 165
Vererbung des albomarginata-Merkmales 163
Penicillium, Gewöhnung an Gifte 41
Periklinalchimären,
Bei *Pelargonium* 234
Sexuelle Deszendenz von 237
Periklinalchimärentheorie der Pfropfbastarde 236
Periode, kritische, der Einwirkung von Außeneinflüssen 24
Pfropfbastarde 228
Pfropflinge, gefördertes Wachstum auf artfremder Unterlage 242
Pfropflinge, gegenseitige formative Beeinflussung 229, 241
Phaseolus, Modifikationskurven 9ff.
Phasianus, Gattungsbastarde 222ff.
Pictet 8
Pisum, Kotyledonenfarbe 53
Plate 44, 85, 87, 94, 196
Poll 223
Polyözie, Erblichkeit der Geschlechtsformen bei 136
Polysiphonia, Generationswechsel 135
Population 27
Presence-Absence-Theorie 99

Digitized by Google

Price 94
Primula,
Heterostylie 138
Temperatureinwirkungen 4ff.
Transgredieren der Modifikationskurven 32
Pringsheim 40
Przibram 8, 94, 226
Pseudogamie 226
Psycholamarckismus 259
Pulst 41
Punnett 2, 75, 121, 144, 146, 152
Pyrrhocoris, Geschlechtschromosomen 180
Rabl 35
Rana, Modifizierbarkeit der Darmlänge 8
Ratte siehe *Mus*
Raunkjaer 136
Redcliffe 94
Reduktionsteilung 179
Regression, Galtonsche 28
Rezessiv 4, 52
Reziproke Kreuzung, ungleiche Ergebnisse 131, 219
Rimpau 257
Rispenhafer 113
Rosenberg 217
Rübe, siehe *Beta*
Rubus,
„Falsche Bastarde" bei 225
Mutationen 196
Rückschlag, siehe Atavismus
Salamandra, Vererbung von Modifikationen 38
Satureia, Vererbung der Geschlechtsformen 137
Saunders 75, 94, 104, 131
Schinz 187
Schlaffrispenhafer 113
Schlitzer von Antirrhinum 53
Schübeler 39
Sektorialchimären bei Pelargonium 165
Selbständigkeit der Merkmale 60
Selbststerilität 209
Vererbung der 212
Selektionstheorie 258
Semon 39
Sempervivum,
Modifikationsversuche 16
Fertilitätsänderungen bei Speziesbastarden 225
Sexualzellen, Herkunft der, bei den Periklinalchimären 237
Shull 93, 94, 99, 143, 256
Silene, Vererbung der Geschlechtsformen 137
Solanum, Pfropfbastarde 232
Sollas 94
Solms-Laubach 226
Sorbus, Modifikationskurve der Blattzahl 14
Spaltung
und Chromosomenverteilung 177
Unreine 133
Vegetative bei Bastarden 218
Zeitpunkt der 175ff.
Speziesbastarde 207ff.
Mißbildungen bei 222
Seltenheit in der Natur 220
Sofort konstante bei Hieracium 217
Sterilität der 222
Spezieskreuzung, Ursachen der Unausführbarkeit einer 221
Sphaerechinus, Befruchtung kernloser Eier 175
Sphodromantis, Pseudogamie bei 206
Spillman 94, 180
Sporophyt 135
Sproßmutation 199
Stärkemais 116
Standfuss 8, 220, 223
Staples-Browne 94
Steifrispenhafer 113
Steiger 257
Sterilität von Bastarden 222
Stevens 94, 180
Strasburger 137, 180
Streifung, Vererbung der 205
Strongylocentrotus, rein mütterliche Bastarde bei Gattungskreuzungen 227
Strube 257
Summationskurve 29
Sumner 8, 35
Surface 94, 152
Sutton 93
Tabak, siehe *Nicotiana*
Tammes 23
Taraxacum, Modifizierbarkeit 2
Tedin 256
Thomson 44
Tischler 222
Tomate, Pfropfbastarde 232

Digitized by Google

Tower 8, 32, 33, 34, 94, 203
Toyama 94
Transgredieren der Modifikationskurven 31
der Homo- und Heterozygoten 54
Trifolium, Umschlagen bei 23
Triticum,
Unerwartete Ährenformen in F_2 250
Vererbung der Samenfarbe 107
Versuche von Schübeler 39
Tschermak, A. v. 245
Tschermak, E. v. 2, 46, 70, 93, 94, 245, 249, 256
Unreinheit
der Gameten 133
der Spaltung 133
Umschlagen, umschlagende Sippen 21
Uredineae, Biologische Rassen 43
Vanessa, Temperatureinwirkungen 8
Variabilität 182
Variation,
Kategorien der 184
Flukturierende 186
Variegata-Merkmal, Vererbung des 205
Verdeckung eines Merkmals durch ein anderes 67
Vererbung,
Definition 2ff.
Die nicht den Spaltungsgesetzen folgt 159
Erworbener Eigenschaften 34
Erworbener Eigenschaften in der Züchtungspraxis 246
Erworbener Eigenschaften als Faktor bei der Artbildung 258
Vererbungssubstanz 177
Vererbungsträger 177
Veronica,
Angebliche vegetative Bastardspaltung 218
„Zwischenrassen" 23
Vries, de 1, 2, 23, 24, 44, 46, 93, 94, 191, 219
Wahrscheinlichkeitskurve 12
Webber 94
Weismann 8, 44
Weizen, siehe *Triticum*
Wettstein v. 225
Wheldale 83, 93
Wichler 216
Wille 39
Wilson 180
Winkler 165, 232
Wolf 40, 204
Woltereck 32, 37
Wood 94, 154
Xenien 243
Zea,
Abweichende Zahlenverhältnisse in F_2 116
Xenien 243
Zellkern als Vererbungsträger 175
Zuckermais 116
Züchtung, Bedeutung der Vererbungslehre für die 245
Zufallskurve 13
Bei Variation durch Neukombination 173, 185
Zwischenrassen 23
Zygopetalum, Pseudogamie 226

UNIV. OF MICHIGAN,
1919
Digitized by Google

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin
W 35 Schöneberger Ufer 12a

Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich

von Prof. Dr. L. Diels, Privatdozenten an der Universität Berlin. Mit 30 Textfiguren. Geh. 3 Mk. 80 Pfg. Geb. 4 Mk. 80 Pfg.

Botanisches mikroskopisches Praktikum

für Anfänger von Professor Dr. M. Möbius. Zweite veränderte Auflage. Mit 15 Abbildungen. Gebunden 3 Mk. 20 Pfg.

Die Bedeutung der Reinkultur

Eine Literaturstudie von Dr. Oswald Richter, Privatdozenten und Assistenten am Pflanzenphysiologischen Institut der Deutschen Universität in Prag. Mit drei Textfiguren. Geh. 4 Mk. 40 Pfg.

Handbuch der landwirtschaftlichen Bakteriologie

von Dr. Felix Löhnis, Privatdozenten an der Universität Leipzig. Geheftet 36 Mk. Gebunden 41 Mk.

Landwirtschaftlich-bakteriologisches Praktikum

Anleitung zur Ausführung von landwirtschaftlich-bakteriologischen Untersuchungen und Demonstrations-Experimenten von Dr. Felix Löhnis, Privatdozenten an der Universität Leipzig. Mit 3 Tafeln und 40 Abbildungen im Text. Gebunden 3 Mk. 40 Pfg., geb. und mit Schreibpapier durchschossen 4 Mk.

Krankheiten des Flieders

von Professor Dr. H. Klebahn. Mit 45 Textabbildungen. Geheftet 4 Mk. 20 Pfg.

Ausführliche Prospekte gratis und franko

Digitized by Google

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin
W 35 Schöneberger Ufer 12a

Arten und Varietäten

und ihre Entstehung durch Mutation. An der Universität von Kalifornien gehaltene Vorlesungen von Hugo de Vries. Ins Deutsche übertragen von Professor Dr. H. Klebahn. Mit 53 Textabbildungen. Geheftet 16 Mk., gebunden 18 Mk.

Das Problem der Befruchtungsvorgänge

und andere cytologische Fragen von Professor Dr. B. Němec, Vorstand des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. böhmischen Universität Prag. Mit 119 Abbildungen im Text und 5 lithographischen Doppeltafeln. Geh. 20 Mk. Geb. 23 Mk. 50 Pfg.

Studien über die Regeneration

von Professor Dr. B. Němec. Mit 180 Textabbildungen. Geheftet 9 Mk. 50 Pfg., gebunden 11 Mk. 50 Pfg.

Lehrbuch der allgemeinen Botanik

von Professor Dr. E. Warming u. Professor Dr. W. Johannsen. Herausgegeben von Dr. E. P. Meinecke. Mit 610 Textabbildungen. In Ganzleinen gebunden 18 Mk.

Handbuch der systematischen Botanik

von Professor Dr. E. Warming. Deutsche Ausgabe. Zweite Auflage bearbeitet von Professor Dr. M. Möbius, Direktor des Botanischen Gartens in Frankfurt a. M. Mit vielen Abbildungen. Broschiert 8 Mk. In Ganzleinen 9 Mk.

Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie

Eine Einleitung in die Kenntnis der Pflanzenvereine von Professor Dr. E. Warming. Zweite Auflage bearbeitet von Dr. P. Graebner. Broschiert 7 Mk. In Ganzleinen 8 Mk.

Ausführliche Prospekte gratis und franko

Digitized by Google

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin
W 35 Schöneberger Ufer 12a

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre

herausgegeben von

C. Correns (Münster), V. Haecker (Halle),
G. Steinmann (Bonn), R. v. Wettstein (Wien),

redigiert von

E. Baur (Berlin).

Die Zeitschrift erscheint in zwanglosen Heften, von denen fünf einen Band bilden.

Der Preis des Bandes beträgt 20 Mark.

Band I—IV liegen abgeschlossen vor. Band V befindet sich im Erscheinen.

Die außerordentliche Entwickelung der Abstammungs- und Vererbungslehre hat in den letzten Jahrzehnten die einschlägige Literatur gewaltig anwachsen lassen, und es ist heute bereits sehr schwierig, einigermaßen einen Überblick über diese Literatur zu behalten. Die Publikationen erscheinen zudem zersplittert in geologischen, zoologischen und botanischen Fachzeitschriften, in periodischen Schriften zahlreicher naturwissenschaftlicher Vereine und in den Berichten von Akademien und Instituten. Lebhaft machte sich daher das Fehlen eines Zentralorganes fühlbar. — Diesem Übelstande begegnet die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre", dessen fünfter Band zu erscheinen begonnen hat. — Die Zeitschrift bringt unter Mitwirkung hervorragender Forscher

1. **Abhandlungen**, welche neues, für die Abstammungs- und Vererbungslehre wichtiges Tatsachenmaterial enthalten,
2. **kleinere Mitteilungen** aus denselben Gebieten, besonders vorläufige Mitteilungen über noch unveröffentlichte Untersuchungen, ferner Rundfragen und wissenschaftliche Diskussionen,
3. **Referate und Autoreferate** über allgemein wichtige Arbeiten.

Ausführliche Prospekte gratis und franko

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

3 9015 04899 6279

BOUND

THE UNIVERSITY OF MICHIGAN

DATE DUE

DEC 27 1999

Digitized by Google

Digitized by Google